Aus dem Max-Planck-Institut für biologische Kybermetik
in Tübingen
Direktor: Professor Dr. V. Braitenberg
und der Abteilung Augenheilkunde II
Ärztliche Direktorin: Professor Dr. E. Aulhorn
der Augenklinik der Universität Tübingen

Binokulares Einfachsehen

— Zur Bedeutung von Konturendominanz
und binokularem Wettstreit —

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der Medizin

der Medizinischen Fakultät (Klinische Medizin)
der Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von
MANFRED FAHLE
aus Düsseldorf

1981

Aus dem Max-Planck-Institut für biologische Kybermetik
in Tübingen
Direktor: Professor Dr. V. Braitenberg
und der Abteilung Augenheilkunde II
Ärztliche Direktorin: Professor Dr. E. Aulhorn
der Augenklinik der Universität Tübingen

Binokulares Einfachsehen

— Zur Bedeutung von Konturendominanz
und binokularem Wettstreit —

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der Medizin

der Medizinischen Fakultät (Klinische Medizin)
der Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von
MANFRED FAHLE
aus Düsseldorf

1981

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Dekan: Prof. Dr. G.Rassner

1. Berichterstatter: Prof. Dr. E. Aulhorn
2. Berichterstatter: Prof. Dr. V. Braitenberg

Druck: Zeeb-Druck, Tübingen 7 (Hagelloch)

Meinen Eltern

INHALT

1	Fragestellung	3
2	Allgemeine Methodik und Versuchsplan	7
3	Binokularer Musterwettstreit	10
3.1	Definition	10
3.2	Literatur	10
3.3	Methodik	15
3.4	Versuchsergebnisse	21
3.5	Interpretation	40
4	Löschphänomen	44
4.1	Definition	44
4.2	Literatur	44
4.3	Methodik	47
4.4	Versuchsergebnisse	49
4.5	Interpretation	51
5	Dichoptischer Randeffekt	52
5.1	Definition	52
5.2	Literatur	53
5.3	Methodik	53
5.4	Versuchsergebnisse	55
5.5	Interpretation	66
6	Dichoptische Suppression	69
6.1	Definition	69
6.2	Literatur	69
6.3	Methodik	70
6.4	Versuchsergebnisse	71
6.5	Interpretation	76
7	Konturenkombination	78
7.1	Definition	78
7.2	Literatur	78
7.3	Methodik	81
7.4	Versuchsergebnisse	82
7.5	Interpretation	90

8	Modell	92
8.1	Motivation	92
8.2	Befunde	92
8.3	Struktur	95
8.4	Anwendung	101
8.5	Zentrale Einflüsse	104
9	Folgerungen für Strabismus und Normalsehen	107
9.1	Strabismus und Amblyopie	107
9.2	Binokulares Einfachsehen	115
10	Zusammenfassung	124
11	Anmerkungen	127
12	Literaturverzeichnis	155

"Die Sinnesempfindungen sind für unser Bewusstsein Zeichen, deren Bedeutung verstehen zu lernen unserem Verstande überlassen ist".

Hermann von Helmholtz, 1867

1. FRAGESTELLUNG

"No question relating to vision has been so much debated as the cause of single appearance of objects seen by both eyes" (WHEATSTONE, 1838, S. 387).

1.1 Wir haben zwei Augen, sehen die Welt jedoch nur einfach. Das scheint auf den ersten Blick unproblematisch. Doch 'bei näherem Hinsehen' entdeckt man erhebliche Probleme. Wie werden die Bilder beider Augen miteinander kombiniert?

Im Gegensatz zu den meisten Tieren weisen beim Menschen die Gesichtsfelder beider Augen einen Überlappungsbereich auf. Dadurch wird eine 'geometrische Ortsbestimmung' von Gegenständen des Sehraumes möglich: Beim Fixieren sind die Hypothenuse (= Verbindungslinie zwischen beiden Augen) und die Winkel (= Konvergenzwinkel der Augen) eines gleichschenkligen Dreiecks gegeben. Die aus diesen Daten ermittelte Tiefenbestimmung (querdisparates Stereosehen) ist wesentlich genauer als eine nur auf dem Grad der Akkomodation (Brennweite der Linse) oder auf monokulare Tiefenhinweise (relative Grösse, Verdeckung, Geschwindigkeit, Parallaxe, Atmosphäre) angewiesene Lokalisation im Raume: Man schliesse versuchsweise ein Auge und versuche dann, eine Nadel einzufädeln.
Diesem Vorteil steht die Schwierigkeit gegenüber, dass für die im Überlappungsbereich beider Gesichtsfelder befindlichen Gegenstände zwei Netzhautbilder entstehen: eines in jedem Auge. Das Zentralnervensystem löst das Problem, diese Bilder miteinander zu kombinieren, offensichtlich so gut, dass man es (siehe oben) 'auf den ersten Blick' kaum als Problem erkennt.

1.2 Zur Erklärung des Einfachsehens wurden verschiedene, zum Teil widersprüchliche Modelle vorgeschlagen. So nahm GALENUS (114 - 199)* an, dass sich Nervenfasern im Chiasma verbänden. ROHAULT (1671)*, NEWTON (1717)*, JOHANNES MÜLLER (1826)* und andere schlossen sich dieser anatomischen In-

* zitiert nach HELMHOLTZ (1867, S. 762).

pretation an. Heute wissen wir, dass durch beide Augen erregbare Zellen erst im visuellen Cortex vorkommen. Im Chiasma dagegen (und weitestgehend auch im lateralen Kniehöcker) sind die von beiden Retinae stammenden Axone säuberlich getrennt.

1.3 PORTA (1593)*, GASSENDI (1592 - 1655)* und DU TOUR (1743)* und neuerdings ASHER (1953) und LEVELT (1965) vertraten die Ansicht, dass man immer nur mit einem Auge sehe, da beim Normalsehen ein permanenter Wechsel zwischen den beiden Augen auftrete und ein spezieller Zustand der 'Fusion' gar nicht existiere.
Wenngleich wir nicht ausschliessen können, dass beim normalen Sehen ständig Wechsel zwischen Teilen beider Netzhautbilder auftritt, ist doch die Auffassung, man sehe jeweils nur mit einem Auge, sicherlich unzutreffend. Die Augenbewegungen beim Fusionieren, das stereoskopische Sehen und die binokulare Helligkeits-Mittelung (EISERT, 1969) scheinen uns für die gleichzeitige Benutzung beider Augen und für die Existenz einer Fusionsoperation im visuellen System zu sprechen (vgl. Anmerkung A1, Seite 127).

1.4 Eine dritte Auffassung (die die letztgenannte jedoch nicht ausschliesst) wurde von KEPLER (1571 - 1630)*, AGUILONIUS (1613)* und HELMHOLTZ (1867) vertreten: Es könnte sich beim Einfachsehen um die Leistung 'höherer psychischer Funktionen' handeln. Damit ist gemeint, dass die Netzhautbilder auf eine durch den Fixationspunkt laufende Ebene - den Horopter - projiziert werden, wobei die Bilder, falls sie auf identische (= korrespondierende) Stellen beider Netzhäute fallen, nur einfach gesehen werden. Dabei wird vorausgesetzt, dass jeweils die Informationen von Rezeptoren kombiniert werden, die an ortsgleichen Bezirken beider Retinae liegen. PANUM (1858) erweiterte den 'Korrespondenzbereich' dahingehend, dass der Horopter als Raumsegment definierter Dicke aufgefasst werden muss.
Die Kepler-Helmholtzsche Horopter-Hypothese wird durch neu-

rophysiologische Befunde (HUBEL & WIESEL, 1970; BISHOP; HENRY & SMITH, 1971; BISHOP, 1973) bestätigt. Wir werden sie unseren Überlegungen zugrunde legen.

1.5 Zum Verständnis der Wahrnehmung normaler, auf dem Horopter oder innerhalb des Panum-Areals liegender Objekte werden unsere, die Konturendominanz betreffenden Ergebnisse wenig beitragen. Beim Normalsehen werden aber auch dann keine Doppelbilder wahrgenommen, wenn die Disparität zwischen beiden Netzhautbildern das Panum-Areal überschreitet.

Einen Beitrag zum Verständnis dieses Phänomens - dem Ausbleiben von Doppelbildern - kann die aus unseren Versuchsergebnissen abgeleitete Modellvorstellung liefern. Das Modell beschreibt die Kombination der visuellen Reize beider Augen insbesondere für Bereiche, in denen keine Fusion möglich ist. Das ist der Fall einerseits bei Gegenständen vor und hinter der Fixationsebene (genauer dem Horopter), andererseits bei Zuständen, in denen sich die Augachsen nicht im Fixierpunkt schneiden (Strabismus) oder das Bild eines der Augen unscharf ist (Anisometropie) . Dann fallen nicht fusionierbare Muster auf korrespondierende Netzhautareale.

Können die verschieden strukturierten Bilder beider Augen nur vorübergehend nicht fusioniert werden - beispielsweise in einer Versuchssituation - und sind beide Augen normalsichtig, dann werden die Muster abwechselnd bewusst wahrgenommen: binokularer Wettstreit. Entspricht dagegen einer Kontur in einem Auge im anderen Auge eine (mehr oder weniger) homogene Fläche, dann wird ausschliesslich die Kontur wahrgenommen: Konturen-Dominanz. Besteht die Unmöglichkeit zu fusionieren dagegen auf Dauer (Strabismus,Anisometropie), 'schaltet' entweder ein Auge das contralaterale in bestimmten Bereichen aus (Amblyopie, Fixierpunktskotom) oder es resultiert auch hier ein abwechselndes Bewusstwerden der Bilder beider Augen (alternierendes Schielen).

Wir vertreten die These, dass das Ausmass der Konturendominanz zumindest teilweise von der Abbildungsschärfe der Mu-

ster abhängt, also scharf abgebildete Musterteile über unscharf abgebildete dominieren. Da die auf dem Horopter liegenden Objekte scharf abgebildet werden, davor befindliche Gegenstände des Sehraums jedoch nicht, sollte aufgrund der Dominanz (scharf abgebildeter) Konturen das auf der Horopterebene befindliche Objekt wahrgenommen werden, solange mindestens ein Auge es sieht. Sämtliche Teile der Horopterfläche, die von zumindest einem Auge gesehen werden, werden daher auch wahrgenommen. Objekte, die sich vor dem Horopter befinden und dadurch die Sicht behindern, verdecken nur den Teil des Horopters, den sie für korrespondierende Netzhautareale beider Augen verdecken. Wird dagegen auf korrespondierenden Netzhautarealen ein Stück Horopterfläche bzw. ein Stück des verdeckenden Objektes abgebildet, dann wird an diesem Ort der 'zyklopischen' Retina der Horopter wahrgenommen.

In der vorliegenden Arbeit wollen wird die Versuchsergebnisse darstellen, die uns zu obiger Ansicht geführt haben und unsere Schlussfolgerungen zu erläutern und zu begründen versuchen. Daneben wollen wir auf Implikationen für die Pathophysiologie des Sehens und für die Therapie hinweisen.

2. ALLGEMEINE METHODIK UND VERSUCHSPLAN

2.1 PSYCHOPHYSIK

2.1.1 Die Methode, mittels derer wir die Konturendominanz untersucht haben, wird als Psycho-Physik bezeichnet. Sie geht zurück auf E.H. WEBER (1795 - 1878) und G.T. FECHNER (1801 - 1887). Letzterer definierte sie in seiner Schrift 'Elemente der Psychophysik' (1860) folgendermassen: "Unter Psychophysik soll hier eine exacte Lehre von den functionellen oder Abhängigkeitsbeziehungen zwischen Körper und Seele, allgemeiner zwischen körperlicher und geistiger, physischer und psychischer, Welt verstanden werden" (S. 8), und: "Als exacte Lehre hat die Psychophysik wie die Physik auf Erfahrung und mathematische Verknüpfung erfahrungsgemässer Thatsachen ... zu fussen ..." (S. V).

2.1.2 Die Psychophysik versucht also, die beiden Aspekte oder Ebenen der Wahrnehmung aufeinander zu beziehen, nämlich:
/ einerseits die mit physikalischen, bzw. physiologischen Methoden erfassbaren Grössen der Eingangsreize bzw. Erregungen (objektivierbar),
/ andererseits die nur dem Subjekt direkt zugänglichen Empfindungen (nicht objektivierbar) (vgl. Abb. 2.1).

2.1.3 Es wird also der Zusammenhang zwischen physikalischer Reizgrösse und subjektiver Empfindung quantifiziert. Das geschieht, indem man dem zur Versuchsperson geschrumpften Menschen nur eine Nulldetektion abverlangt: Er soll lediglich angeben, ob er einen bestimmten Reiz wahrnehmen kann oder nicht (= Messung der Absolutschwelle), oder wann er einen gebotenen Reiz eben von einem Vergleichsreiz unterscheiden kann (= Messung der Differenzschwelle) (vgl. Anmerkung A2).
Indem man also:
a) die mindestens nötige physikalische Reizstärke für eine ebenmerkliche Empfindung misst, und

b) die mindestens nötige Änderung des physikalischen Reizes für eine eben merkliche Unterschiedsempfindung bei verschiedenen Reizstärken bestimmt,

kann man eine 'Fremdmetrik' für die Empfindungen erstellen, d.h. eine metrische Zuordnung von Reiz- und Empfindungsintensität aufeinander (vgl. Anmerkung A3).

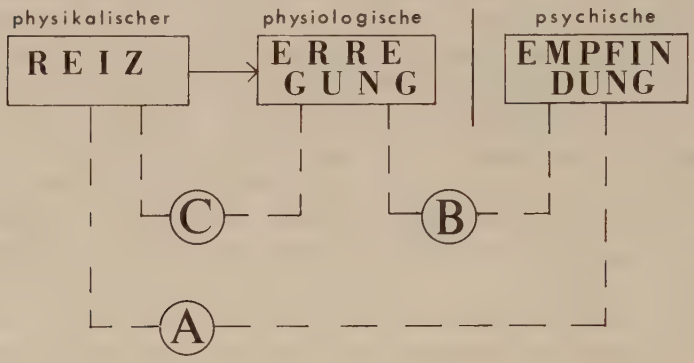


Abb. 2.1 Einteilung der Psychophysik nach FECHNER (1860, II, S. 377), (aus HAJOS, 1972, verändert).

A: Indirekte funktionelle Beziehungen - äussere Psychophysik

B: Direkte funktionelle Beziehungen - innere Psychophysik

(C: Beziehungen zwischen Reiz und Erregung - Neurophysiologie & EEG)

2.2 VERSUCHSPLAN

Wir haben im Rahmen der vorliegenden Arbeit drei Wahrnehmungsphänomene quantitativ untersucht: den binokularen Wettstreit, das Löschphänomen und den dichoptischen Randeffekt. Unserer Ansicht nach werden diese Effekte durch Hemmwirkungen verursacht, die immer dann auftreten, wenn

die Bilder beider Augen nicht miteinander fusioniert werden können (dichoptische Suppression, Strabismus).
Insbesondere sollte geklärt werden, wie die Hemmwirkung von der Grösse, Orientierung und Abbildungsschärfe bzw. Unschärfe der angebotenen Muster (= ihrem Ortsfrequenzgehalt) abhängt und wie weit die Hemmwirkung (örtlich) reicht.
Daneben haben wir die Bedingungen für das 'Abschalten' der Hemmung untersucht, indem wir verschiedenartige Muster beider Augen miteinander kombiniert haben: Konturenkombination.

Wir haben versucht, die Ergebnisse durch ein Modell der binokularen Inhibition zu erklären und dieses Modell zur Klärung der physiologischen Ursachen einiger pathologischer Sehformen heranzuziehen.

3. BINOKULARER WETTSTREIT

3.1 DEFINITION

Fallen auf korrespondierende Netzhautbezirke beider Augen Muster, die zu unterschiedlich sind, um miteinander fusioniert zu werden, so können die Muster nicht zugleich wahrgenommen werden. Beispielsweise ist es nicht möglich, einen waagerechten Balken mit einem senkrecht dazu orientierten Strich des anderen Auges auf Dauer zu einem Kreuz zu kombinieren. Besteht die Ursache in einer (experimentellen) Ausnahmesituation (künstliche Trennung der Strahlengänge beider Augen mit Prismen oder Spiegeln), so kommt es zum sogenannten Wettstreit der Sehfelder oder Wechsel. Binokularer Wettstreit beruht unserer Ansicht nach auf Wechselwirkungen zwischen Konturen. Dieses Phänomen bietet daher die Möglichkeit, den Einfluss der Abbildungsschärfe auf inhibitorische Interaktionen zwischen Konturen zu quantifizieren.

3.2 LITERATUR

3.2.1 Abwechselndes Bewusstwerden verschiedener Muster kann nicht nur bei dichoptischer Darbietung von Mustern beobachtet werden, sondern unter bestimmten Bedingungen auch bei monokularer Präsentation.
So berichten CAMPBELL und HOWELL (1972), dass zwei Gittermuster mit unscharfen Hell-Dunkel-Übergängen (= sinusförmige Modulation), die, um 90 Grad gegeneinander gedreht, übereinander projiziert werden (sodass eine Art Schachbrettmuster entsteht), auch bei monokularer Betrachtung abwechselnd wahrgenommen werden.
CAMPBELL schlug zur Erklärung die Existenz sogenannter Ortsfrequenzkanäle vor (vgl. Anmerkung A4).
(Neurophysiologische Befunde von HUBEL und WIESEL (1959, 1977) stimmen hiermit insofern gut überein, als die Neurone des visuellen Cortex eine deutliche Orientierungs-Spezifität und wohldefinierte Breiten der rezeptiven Felder auf-

weisen).
SINDERMANN und LÜDDEKE (1972) beobachteten monokularen Wettstreit zwischen Balken und den Nachbildern anders orientierten Balken.
Die Ausprägung des monokular auslösbaren Wettstreits ist weniger deutlich als die beim binokularen Wettstreit auftretenden Effekte.
Die monokular auslösbaren Phänomene weisen darauf hin, dass der Wettstreit nicht retinal bedingt ist. Um mit den Worten von MEYER (1856) zu sprechen: '... die geläufige Erklärung für diesen Wettstreit, wonach derselbe in einer alternirenden Erlahmung der beiden Netzhäute seinen Grund finden soll, ...', ist falsch (loc. cit. S. 84). Der Troxler Effekt (TROXLER, 1804): das (vermutlich retinal bedingte) Verblassen bis hin zum partiellen Verschwinden von monokular dargebotenen Mustern dürfte demnach nicht die Ursache für den Wettstreit bilden.
CROVITZ und LOCKHEAD (1967) vertraten dagegen die Ansicht, binokularer Wettstreit könne auf die kombinierte Wirkung von Kontrasteffekten an Konturen und Lokaladaption (also dem Troxler-Effekt) zurückgeführt werden. Sie haben bei ihren Experimenten jedoch anscheinend das Tastverhältnis (= Breite der hellen Linien / Breite der dunklen Linien) der verwendeten Liniengitter nicht konstant gehalten und konnten unseres Erachtens nur dadurch Ergebnisse erhalten, die für ihre These sprechen. Wir sind im Gegensatz zu CROVITZ et al. der Ansicht, dass sowohl der monokulare Wettstreit wie auch theoretische Überlegung für eine cortikale Entstehung der Wettstreitphänomene sprechen (erst dort können die Bilder beider Augen miteinander interagieren).
Uns wird im folgenden hauptsächlich der bei haploskopischer (= binokularer) Musterdarbietung zu beobachtende Wettstreit interessieren.

3.2.2 WADE (1975) fand, dass der binokulare Wettstreit, der zwischen Nachbildern (und auch zwischen 'optisch stabilisierten Bildern') auftritt, erheblich langsamer ist als der zwi-

schen gewöhnlichen Netzhautbildern. Werden die Nachbilder dagegen unter diffuser stroboskopischer Beleuchtung untersucht, findet sich ein Wiederanstieg der Wechselfrequenz, besonders für Frequenzen unter 3Hz (WADE, 1977). Dieser Effekt könnte mit Lokaladaption zusammenhängen. Die gleiche Darbietungsfrequenz ist auch am besten geeignet, die Sichtbarkeit eines optisch stabilisierten Bildes aufrecht zu erhalten (KEESEY, 1973). Es könnte also ein Zusammenhang bestehen zwischen subjektiver Sichtbarkeit und Wettstreit-induzierender Potenz eines Musters.

3.2.3 RIGGS und WHITTLE (1967) konnten in occipitalen EEG-Ableitungen (visuelle evozierte Potentiale) während binokularen Wettstreits keine deutlichen Parallelen zu dem subjektiv erlebten Wechsel der Muster feststellen, desgleichen LEHMANN und FENDER (1967).
Dagegen betont LANSING (1964) ebenso wie MAC KAY (1967) eine - wenngleich geringfügige - Korrelation zwischen der EEG-Ableitung und dem jeweils wahrgenommenen Muster während binokularem Wettstreit.

3.2.4 Neurophysiologische Versuche zeigen inhibitorische (sub)corticale Interaktionen, die den Wettstreit erzeugen könnten. SINGER und CREUTZFELDT (1970) vermuten Konvergenz von On- und Off-Center-Neuronen im Corpus geniculatum laterale. SANDERSON, BISHOP und DARIAN-SMITH (1971) und SUZUKI und KATO (1966) sowie SINGER (1970) beschreiben Neurone, die durch Lichtreize in einem Auge erregt, dagegen durch Lichtreizung korrespondierender Netzhautbezirke im Auge der Gegenseite gehemmt werden! In einer späteren Arbeit (SCHMIELAU und SINGER, 1976) konnte diese Inhibition hauptsächlich auf corticale Einflüsse zurückgeführt werden. Da jedoch auch nach Ausschaltung des Cortex inhibitorische Einflüsse nachweisbar bleiben, scheint ein Teil der binokularen Inhibition innerhalb des Corpus geniculatum laterale abzulaufen.

3.2.5 Zumindest ein Teil der Wettstreit-Phänomene entsteht aber

erst auf einer neuronalen Ebene, die 'hinter' (setzt man eine sequentielle Verarbeitung im Nervensystem voraus) der Kombination beider Netzhautbilder liegt. So zeigte DÖRRENHAUS (1975, 1978) den synchronen Wechsel gleichorientierter Musterbestandteile aus beiden Augen. Der Wettstreit tritt hier nicht zwischen linkem und rechtem Auge auf, sondern beispielsweise zwischen waagerechten und senkrechten Linien - die beide je zur Hälfte aus jedem Auge stammen.

3.2.6 Auf Ähnlichkeiten zu Suppressionsskotomen bei Amblyopen weisen BLAKE und FOX hin: 'Several characteristics of rivalry indicate that it is a reflexive process, the suppression state ressembling in many ways a central scotoma' (1974, S. 448).

3.2.7 Beim binokularen Musterwettstreit hängen Wechselfrequenzen und relative Dominanz der verschiedenen Muster von einer Vielzahl von Parametern ab: vor allem von Leuchtdichte —Kontrast, physikalischem Farbkontrast, Adaptationszustand, Retinaort, Konturlänge und Orientierung der Muster (GELLHORN & KUCKENBURG, 1924; GELLHORN & SCHÜPPE, 1924, 1925a, 1925b; GELLHORN, 1924; WILDE, 1938; ALEXANDER & BRICKER, 1952).

LEVELT schlägt 'Konturenreichtum' als Oberbegriff für einige der in der Literatur angegebenen Faktoren vor. Die Dauer der Sichtbarkeit (des Wahrgenommen-Werdens) eines Musters ist nach LEVELT lediglich abhängig von der 'Stärke' des Muster im contralateralen Auge, nicht dagegen von den ipsilateralen Konturen (vgl. LEVELT, 1966, 1968).

3.2.8 Bei Wettstreit-Versuchen ist grundsätzlich eine Verfälschung der Versuchsergebnisse zu befürchten: MEREDITH und MEREDITH (1962) und LACK (1969, 1971, 1974) konnten zeigen, dass die Geschwindigkeit des Wettstreits nicht nur von im engeren Sinne physiologischen Parametern abhängt, sondern auch willkürlich beeinflusst werden kann. Diese Beeinflussungsmöglichkeit wird mit wachsender Übung stärker (LACK, 1969). LACK (1974) glaubt nachgewiesen zu haben, dass während der

Zeit, während derer das Muster eines Auges dominiert, das Auge der Gegenseite signifikant mehr Fehler bei der Erkennung kurzzeitig gebotener Buchstaben macht. Dem Wettstreit laufen also (objektivierbare) Schwankungen der Sensibilität der Augen parallel, die möglicherweise mit der Aufmerksamkeitssteuerung zusammenhängen.
LACK (1971) schloss durch Experimente aus, dass die Kontrolle der Wechselrate durch Akkomodationsveränderungen oder Augenbewegungen gesteuert werden könnte, die Beeinflussung sollte rein cortical ablaufen. Dem widersprechen Befunde von ROELOFS und ZEEMAN (1919), die eine deutliche Korrelation zwischen Richtung von Augenbewegungen und dominierender Musterrichtung fanden (vgl. auch RICHARDS, 1970b).
Da Wechselrate und Wechselverhältnis dem Einfluss von 'Aufmerksamkeit' und 'Vorsätzen' und möglicherweise Augenbewegungen und Lidschlag unterliegen, teilten wir den Versuchspersonen den Zweck der Messungen erst nach Abschluss der gesamten Messreihe mit. Einzige Ausnahme: Versuchsperson M.F..

3.2.9 Auf einen verblüffenden Zusammenhang weist CRAIN (1961) hin: Er glaubt, eine positive Korrelation zwischen Wechselrate und Intelligenzquotient gefunden zu haben.

3.2.10 BREESE (1899, 1909) und später LEVELT (1966, 1968) untersuchten den Wettstreit zwischen defocussierten Mustern. Beide fanden eine Verlangsamung des Effektes. LEVELT weist ausserdem darauf hin, dass sich das Wechselverhältnis zugunsten des scharf abgebildeten Musters verschiebt (1968, S. 88 f). Diese Autoren stellten jedoch die Unschärfe durch Einfügen zusätzlicher Linsen oder Defocussieren des Musters her. Da sich dabei auch der Abbildungsmaßstab und/oder der Kontrast ändert, sind ihre - ohnehin eher qualitativen Ergebnisse schwer zu interpretieren. Ausserdem ist nichts genaues über die Veränderung des Ortsfrequenzgehaltes der Reize aussagbar. Da uns aber gerade der Frequenzgehalt wichtig ist, stellten wir selbst quantitative Untersuchungen an.

3.3 METHODIK

3.3.1 Alle quantitativen Bestimmungen wurden mit einer Maxwellschen Reizeinrichtung (Mikrooptische Bank, Spindler & Hoyer), mittels derer sich die Strahlengänge beider Augen trennen lassen, durchgeführt: Versuchsaufbau I (Abb. 3.1).

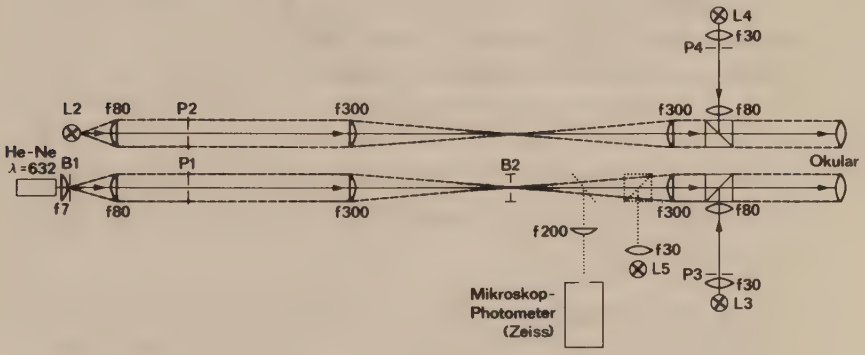


Abb. 3.1 Versuchsaufbau I: Mikrooptische Bank. Abkürzungen: siehe Text.

Als Lichtquellen (L_2 - L_5) dienten Niedervolt-Glühbirnen. Im Strahlengang des rechten Auges befand sich ein horizontaler Schlitz variabler Breite (P_2). Der linke Strahlengang bestand aus einem Helium-Neon-Laser (Spectra-Physics), dessen Austrittsöffnung 10fach aufgeweitet wurde (f = 7, B_1=10µ, f=80). Mit dem parallelen Licht der kohärenten Lichtquelle wurde dann ein vertikaler Schlitz (P_1) abgebildet. Er befand sich im vorderen Brennpunkt einer langbrennweitigen Linse (f 300), in deren hinteren Brennebene die Ortsfrequenzen (vgl. Anmerkung A5) des Spaltes örtlich getrennt vorliegen. Die einzelnen Ortsfrequenzen sind auf einer Linie senkrecht zur Längsachse des Spaltes verteilt, wobei die hohen Frequenzen weiter vom Mittelpunkt entfernt liegen. Durch eine Blende können daher an dieser Stelle selektiv die hohen Ortsfrequenzen aus der Abbildung des Spaltes he-

rausgefiltert werden (PLATZER und ETSCHBERGER, 1972): Das Bild des Spaltes wird unscharf.

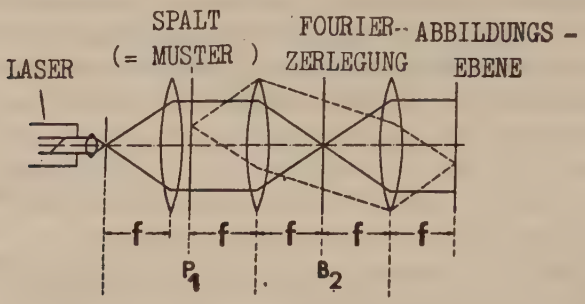


Abb. 3.2 Prinzip der optischen Filterung (Aus PLATZER und ETSCHBERGER, 1972, verändert). P_1 = Muster; B_2 = Blende; vgl. Abb. 3.1

Es können also zwei ineinander geschachtelte Strahlengänge unterschieden werden (vgl. Abb. 3.2): derjenige der Lichtquelle (ausgezogene Linie) und derjenige des Musters (gestrichelt). Die optische Fourierzerlegung (vgl. Anmerkung A5) in Ebene B_2 ist notwendig an die Verwendung einer punktförmigen, kohärenten Lichtquelle gebunden.
Für die Eliminierung der hohen Ortsfrequenzen, das heisst, zur Erzeugung unscharfer Muster, verwendeten wir metallene Lochblenden verschiedenen Durchmessers (0,2 - 5 mm) (vgl. Anmerkung A6). Diese Art der Filterung wird als Tiefpassfilterung bezeichnet: Alle Ortsfrequenzen oberhalb einer definierten (Grenz-)Frequenz werden zurückgehalten, nur die niedrigen (= tiefen) Ortsfrequenzen können 'passieren' (= durch die Blende hindurch treten). Mit abnehmendem Durchmesser der Blende erscheint folglich der Spalt zunehmend unscharf (vgl. Abb. 3.3b).
Ausserdem stellten wir Punktblenden (dunkler Punkt auf hellem Umfeld) und Ringblenden (dunkler Ring auf hellem Umfeld) her. Mit Hilfe der Punktblenden kann eine Hochpassfilterung durchgeführt werden: Nur die hohen Ortsfrequenzen werden durchgelassen (vgl. Anmerkung A7). Die Muster werden durch

diese Art der Filterung gewissermassen auf ihre Konturen reduziert (vgl. Abb. 3.3c).
Die Ringblenden entfernen einen bestimmten Bereich von Ortsfrequenzen aus dem Bild des Musters. Das entstehende Bild ähnelt einem hochpass- oder tiefpassgefilterten Muster - je nachdem, welcher Ortsfrequenzbereich eliminiert wurde.

Erzeugung von Unschärfe durch diese Ortsfrequenzfilterung hat den Vorteil, dass sich dabei der Abbildungsmassstab nicht ändert. Und eine Eliminierung der hohen Ortsfrequenzen (= Erzeugung eines 'Konturen-Musters') kann optisch überhaupt nur auf eine solche Art erreicht werden.
Durch die Ortsfrequenzfilterung vermindert sich die Lichtstärke des Bildes in Abhängigkeit von der Grösse der verwendeten Blende. Daher haben wir den Leuchtdichtenabfall durch Neutral-Graufilter (Schott) ausgeglichen, indem wir die Leuchtdichten der Balken aller Unschärfestufen auf die Leuchtdichte des 'dunkelsten' Balkens herabsetzten.
Zur Kontrolle wurden 10% der Leuchtdichte mit einem halbdurchlässigen Spiegel (Pellicle) in einem Photo-Multiplier (Zeiss) eingespiegelt und dort fortlaufend gemessen. Die Messwerte wurden digital angezeigt und auf einem Schreiber zur Kontrolle festgehalten. Die Leuchtdichte am Okular schwankte während einer Messreihe um nicht mehr als ± 35%. Wie Kontrollmessungen ergaben, beeinflussen derartige Intensitätsschwankungen die Messergebnisse nicht.
Die ungefilterten Muster erschienen scharf bei Akkommodation auf unendlich.
Wir verwendeten keine künstlichen Pupillen, da die Abbildung des Musters in der Ebene der Pupille mit weniger als 2 mm nur etwa die halbe Grösse des normalen Pupillendurchmessers einnahm.
Zu Beginn führten wir die Versuche ohne binokulare Fusionshilfe durch. Wegen der starken Augenbewegungen (Vergenz-Bewegungen) fügten wir später in jedes Auge einen hellen Ring mit einem Durchmesser von 14° Sehwinkel und einer Dikke von 20' ein, der als Fusionshilfe diente (L_3, P_3 bzw. L_4, P_4). Dadurch wurden die durch Augenbewegungen bedingten

Verschiebungen der Muster gegeneinander stark vermindert. Die Leuchtdichte der Ringe entsprach der halben Leuchtdichte der Balken. Einen Einfluss der Fusionshilfen auf die Messwerte konnten wir nicht feststellen.
Bei einem Teil der Versuche beleuchteten wir das rechte Auge von der Seite her mit einer Infrarotlichtquelle. Durch einen halbdurchlässigen Spiegel, den wir in den Strahlengang des rechten Auges (nahe des Okulars) einfügten, konnte der Versuchsleiter Pupillengrösse, Kopfbewegungen und Fixation der Versuchsperson kontrollieren.
Die verwendete Reizkonfiguration war für alle Versuche ähnlich: Das rechte Auge sah einen waagerechten roten Balken auf dunklem Hintergrund, während auf die linke Retina ein gleichfarbiger senkrechter Balken projiziert wurde. Die Breite dieser Muster lag zwischen 10' und 1,2° Sehwinkel, ihre Länge betrug 2,2° (links) und 7° (rechts) bei einer Leuchtdichte von ca. 9000 cd/m^2 (ungefiltert) bzw. 22 cd/m^2 = ca. 70 asb (bei Tiefpassfilterung). Das Streulicht war geringer als 0,01% (vgl. Anmerkung A 11).

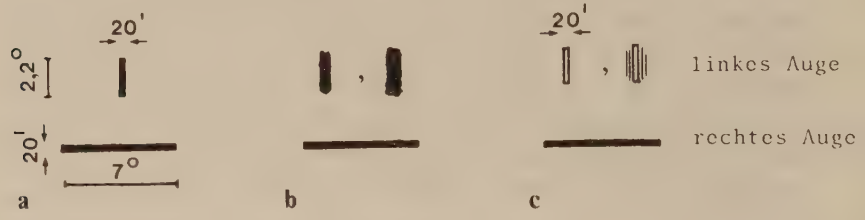


Abb. 3.3 Bilder der verwendeten Muster. a) Originalmuster: heller Balken, b) tiefpassgefilterter Balken (unscharf), c) hochpassgefilterter Balken ('konturenbetont').

3.3.2 Insgesamt nahmen sechs Versuchspersonen (je drei weibliche und männliche) im Alter zwischen 18 und 29 Jahren an den Experimenten teil. Fünf davon war die den Versuchen zugrundeliegende Fragestellung unbekannt. Eine V.P. (B.H.) war beiseitig hyperop (+ 3,0 / + 3,5), erreichte aber mit Kor-

rekturgläsern 100% Sehleistung. Die übrigen V.P. waren emmetrop. Nur eine der V.P.'s hatte schon zuvor an Wahrnehmungsexperimenten teilgenommen.

Die Äugigkeit wurde bei jeder Versuchsperson mit Hilfe des Rosenbachschen Finger-Zeige-Versuchs bestimmt. Das Ergebnis einer Prüfung der Äugigkeit hängt stark vom jeweils verwendeten Test ab. Es verwundert daher nicht, dass die mit dem angegebenen Test gefundene (statische) Äugigkeit nicht in allen Fällen mit dem Überwiegen eines Auges in unserem (dynamischen) Test übereinstimmte (vgl. Anmerkung A8). Wir haben diese Differenz nicht weiter untersucht, da bei den Versuchen lediglich die Verschiebung der relativen Dominanz in Abhängigkeit von verschiedenen Reizparametern bestimmt werden sollte, nicht ihre absolute Grösse. (Unter der Dominanz eines Musters oder Auges verstehen wir hier die Summe der Zeiten, während derer das betreffende Muster bzw. das Muster des betreffenden Auges bewusst wahrgenommen wird, d.h. über das andere Muster bzw. Auge dominiert).

Die Versuchsperson wurde zuerst 15 min. lang dunkeladaptiert. Ihr Kopf wurde während des Versuches durch eine Kopfstütze in der korrekten Position gehalten. Die V.P. erhielt die Anweisung, die Kreuzungsstelle beider Balken zu fixieren und immer dann einen Schalter zu betätigen, wenn sie den waagerechten Balken vollständig wahrnähme (also das Muster des rechten Auges). Wenn der senkrechte Balken an der Überkreuzungsstelle dominierte, sollte der Schalter-Knopf losgelassen werden. Die Versuchsperson musste sich immer für eines der Muster entscheiden (forced choice). In der Regel bestand ein Versuch aus sechs Messungen, von denen jede drei Minuten dauerte. Zwischen den Messungen lagen Pausen von jeweils vier Minuten, um etwaige Nacheffekte abklingen zu lassen. Vor Beginn der eigentlichen Messungen führten wir mit jeder V.P. einen Probedurchgang durch, bei dem die V.P. sich mit dem Phänomen und der Versuchsapparatur vertraut machen konnte.

Durch Betätigen des Schalters wurde eine elektrische Spannung an den Analog-Digital-Eingang eines Computers (PDP 11/

34) des Instituts für biologische Kybernetik angelegt.

Der Rechner stellte während der Messung jede Zehntelsekunde fest, ob eine Spannung anlag oder nicht. 'An'- und 'Aus'-Zeiten wurden jeweils zu Einheiten zusammengefasst und das Verhältnis von jeweils aufeinanderfolgenden Einheiten sowie die Frequenz des Wechsels und die Gesamtdauer der 'An'-Zeit bestimmt. Der Mittelwert aus den berechneten Werten konnte samt Standardabweichung auf einer Hard-copy-Einheit (Gould) graphisch ausgegeben werden. Das Auswerteprogramm wurde speziell für diesen Zweck vom Verfasser in der Sprache Fortran IV erstellt (vgl. Anlage).

Diese automatische Versuchsauswertung schliesst Einflussnahme des Versuchsleiters im Sinne des Rosenthal-Effektes weitgehend aus.

Wir haben also die Frequenz gemessen, mit der die unterschiedlich orientierten Balken gegeneinander wechselten und die Gesamtzeit, während derer jedes der Bilder sichtbar war. Das Wechselverhältnis wurde berechnet, indem das Verhältnis jeweils aufeinanderfolgender Wahrnehmungszeiten von rechtem und linkem Muster bestimmt wurde (t_R/t_L) (vgl. Anmerkung A9). Die Ergebnisse wurden dann für jede Beobachtungsperiode (= 3 Minuten = 1 Messpunkt) gemittelt und die Standardabweichung berechnet.

Bei der Interpretation der Wechselfrequenz ist besondere Vorsicht geboten. Wie aus früheren Untersuchungen (vgl. z.B. DÖRRENHAUS, 1977) bekannt ist, steigt die Wechselfrequenz bei einem unerfahrenen Beobachter anfangs rasch an. Nach einigen Versuchsdurchgängen vermindert sich die Geschwindigkeit des Anstiegs, um sich endlich asymptotisch einem für die Versuchsperson charakteristischen Wert anzunähern. Dieser Lern- oder Gewöhnungseffekt hängt grösstenteils von der Gesamtdauer der Versuche ab, nicht vom Zeitraum, über den sie verteilt liegen; d.h. er ist weitgehend unabhängig von Unterbrechungen.

Die Versuche wurde zu verschiedenen Tageszeiten an verschiedenen Tagen durchgeführt. Es zeigten sich beträchtliche Differenzen zwischen: a) den Versuchspersonen bezüglich der

relativen Dominanz von rechtem und linkem Muster (z.T. bedingt durch die Augigkeit); b) mehreren Versuchsdurchgängen der gleichen V.P. an verschiedenen Tagen; und c) dem Verhältnis aufeinanderfolgender An/Aus Perioden während des gleichen Versuches: Die Standardabweichung betrug meist etwa drei Viertel des Messwertes.
Trotz dieser grossen Varianz war der Verlauf der Kurven bei allen Versuchspersonen ähnlich.

3.4 VERSUCHSERGEBNISSE

3.4.1 Einfluss von Unschärfe auf das Wechselverhältnis: Tiefpassfilterung (Anmerkung A 10)

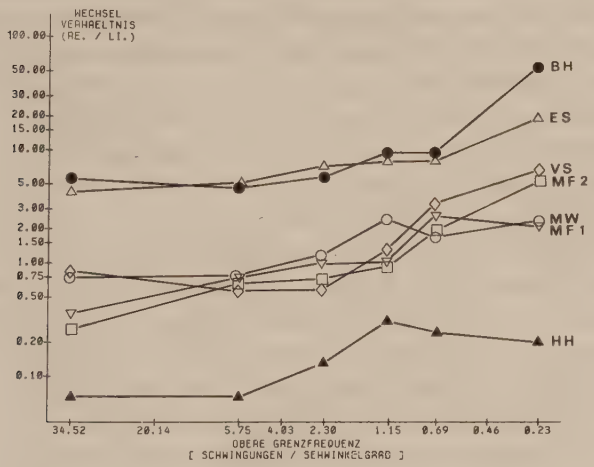


Abb. 3.4 Wechselverhältnis rechtes/linkes Auge in Abhängigkeit von der Abbildungsschärfe des linken Musters (= obere Grenzfrequenz). Sechs Versuchspersonen. Für eine V.P. (M.F.) sind zwei (drei Monate auseinanderliegende) Messreihen angegeben. Doppelt logarithmische Auftragung (Anmerkung A11).

Abb. 3.4 zeigt die Veränderung des Wechselverhältnisses zwischen rechtem und linkem Auge bei sechs Versuchspersonen, wenn das Bild des linken Auges zunehmend unschärfer erscheint (= abnehmende obere Grenzfrequenz).

Mit zunehmender Unschärfe des linken Spaltes nimmt das durchschnittliche Verhältnis von Sichtbarkeit des rechten / Sichtbarkeit des linken Musters zu, und zwar insgesamt um einen Faktor vier bis fünfzehn (logarithmische Auftragung!). Der Zusammenhang zwischen Musterunschärfe und Wechselverhältnis ist hochsignifikant ($p < 0{,}001$ im t-Test) (vgl. Anmerkung A12).
Für eine Versuchsperson (M.F.) sind zwei Messkurven eingezeichnet. Die Messungen fanden im Abstand von drei Monaten statt. Sie zeigen anschaulich, dass sowohl die einzelnen Messwerte als auch die Steigung der Regressionsgeraden zwischen verschiedenen Messungen deutlich schwanken. Die Standardabweichung (nicht eingezeichnet) der einzelnen rechts/links Paare wuchs etwa linear mit dem Anstieg des Wechselverhältnisses. Sie entspricht etwa drei Vierteln des jeweiligen Messwertes: genauer: 78% (± 20%).
Die Anfangswerte liegen für die Versuchsperson auf teilweise sehr unterschiedlichem Niveau. Das könnte eine zwiefache Ursache haben. Zum einen die unterschiedliche Äugigkeit der Versuchspersonen, d.h. unterschiedliche Bevorzugung des rechten bzw. linken Auges beim binokularen Sehen. Die zweite Ursache für individuelle Schwankungen liegt in unterschiedlichem Ansprechen auf verschiedene Orientierungen (z.B. aufgrund eines leichten Astigmatismus). Wir haben versucht, die beiden Faktoren zu trennen, indem wir die Muster beider Augen vertauschten. Abb. 3.5 zeigt den Verlauf der Messkurven von vier V.P.'s für beide Musterkonfigurationen.
Bei drei der vier Versuchspersonen ist in der ersten Messreihe - wenn beide Muster scharf abgebildet sind - das Wechselverhältnis zugunsten des linken Auges verschoben (Verhältnis kleiner als 1). Diese Prävalenz des linken

Auges beruht aber nicht auf Differenzen zwischen den Augen (- es sei denn, man nähme verschieden starken Astigmatismus in verschiedenen Ebenen an, der in beiden Augen unterschiedliche Vorzugsrichtungen aufweisen müsste). Denn in der zweiten Messreihe (▼,◆,●,■) - für die die Muster um 90° gedreht wurden - hat sich das Wechselverhältnis bei allen drei V.P.'s zugunsten des rechten Auges verschoben! Dass das Wechselverhältnis anfangs, wenn beide Muster scharf abgebildet sind, nicht gleich eins ist, liegt also bei der Mehrzahl der V.P.'s hauptsächlich an der Prä-Dominanz bestimmter Orientierungen (hier: der Senkrechten).

Bei einer Versuchsperson (E.S.) dominierte dagegen das Muster des rechten Auges unabhängig von seiner Orientierung. Bei dieser Versuchsperson scheint die Wechsel-Dominanz weniger von der Orientierung als vielmehr von der Augigkeit abzuhängen.

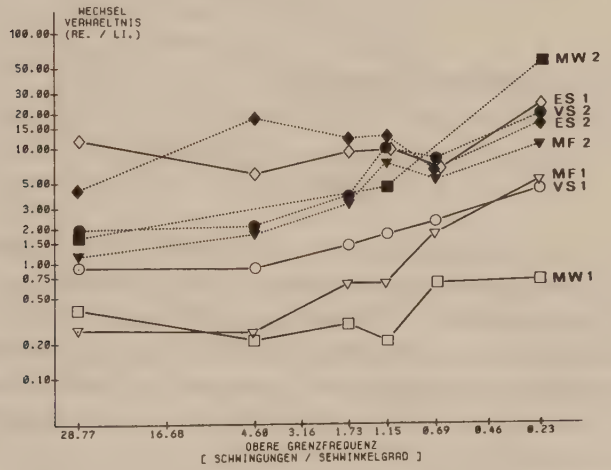


Abb. 3.5 Wechselverhältnis (Re/Li) in Abhängigkeit vom Ortsfrequenzgehalt des linken Musters. Zwei Versuchsreihen pro Person. In der zweiten Messreihe (▼,◆,●,■) sind die Muster um 90° gegenüber dem ersten Durchgang gedreht.

Die Messbedingungen für den ersten Messwert jeder Versuchsreihe von 3.4.1 und 3.4.3 waren weitgehend identisch. Die Anfangswerte - mithin die relative Dominanz - waren für jede Versuchsperson relativ stabil.
Um den Einfluss des Leuchtdichten-Ausgleichs (siehe oben) abschätzen zu können, führten wir bei drei Versuchspersonen Messungen ohne Leuchtdichten-Ausgleich durch. Die Ergebnisse einer 'repräsentativen' V.P. sind in Abb. 3.6 dargestellt.

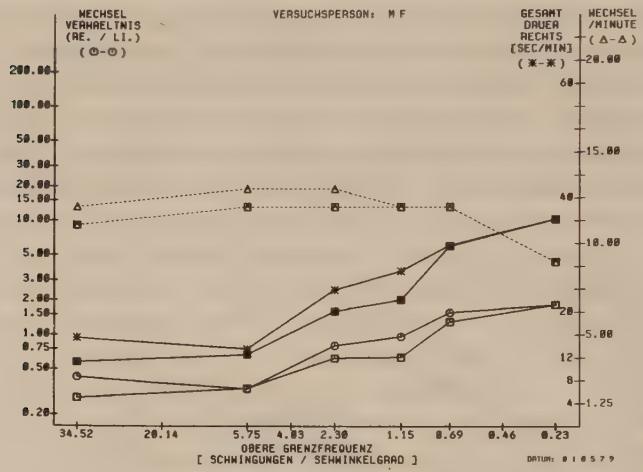


Abb. 3.6 Wechselverhältnis (o-o), Dauer der Sichtbarkeit des waagerechten Balkens (✱-✱) und Wechselfrequenz als Funktionen der Abbildungsschärfe des senkrechten Balkens (linkes Auge). Messreihe mit Quadraten (■, □): mit Leuchtdichten-Ausgleich, Messpunkte ohne Rahmen: ohne Leuchtdichten-Ausgleich. Doppelt-logarithmische Darstellung.

Die Messreihen mit und ohne Leuchtdichten-Ausgleich gleichen sich weitgehend: Die hier auftretenden Leuchtdichtedifferenzen beeinflussen den Wechsel kaum.
Ausser der Verschiebung des Wechselverhältnisses zum rechten Auge (o-o) findet sich ein Anstieg der Gesamtdauer,

während derer das Muster des rechten Auges dominiert (✱-✱) und ein Absinken der Wechselfrequenz (△-△) mit abnehmender Schärfe des senkrechten Musters.

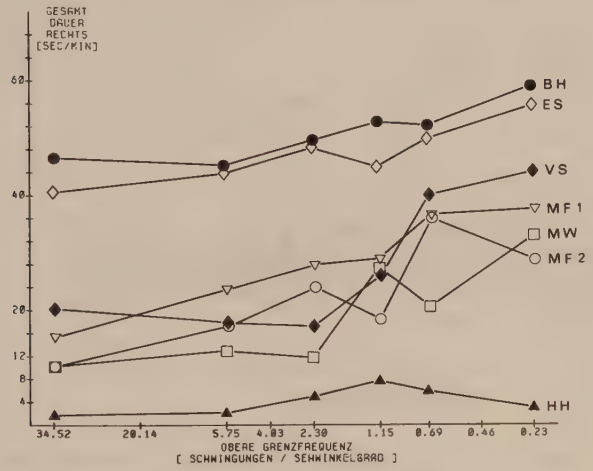


Abb. 3.7 Gesamtdauer, während derer das Muster des rechten Auges pro Minute dominierte, in Abhängigkeit vom Ortsfrequenzgehalt des linksseitigen Musters. Halblogarithmische Auftragung.

Die Zeit, während derer der Balken des rechten Auges dominiert, nimmt zu, wenn der Balken des linken Auges unscharf wird, das heisst: alle oberhalb der Grenzfrequenz liegenden Ortsfrequenzen verliert (Abb. 3.7) (vgl. Anmerkung A9).

Als dritten Parameter des Wechselprozesses haben wir die Wechselfrequenz registriert.
Wie Abb. 3.8 zeigt, verringerte sich die Wechselfrequenz mit zunehmender Unschärfe, d.h. die durchschnittliche Periodenlänge nahm zu.
Die Wechselfrequenz ist noch stärkeren individuellen Schwankungen unterworfen als das Wechselverhältnis; letzteres scheint uns zur Beschreibung des Wechsels besser geeignet. Wir werden daher im folgenden vor allem das Wechselverhält-

nis zur Darstellung unserer Befunde verwenden.

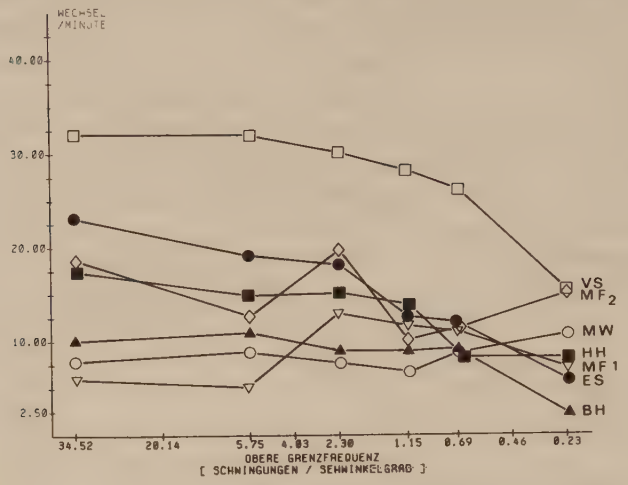


Abb. 3.8 Abhängigkeit der Wechselfrequenz (Rechts-Links-Rechts) vom Ortsfrequenzgehalt (= Abbildungsschärfe) des linken Musters.

Mit zunehmender Unschärfe des linken Musters verschiebt sich das Wechselverhältnis zugunsten des vom rechten Auge gesehenen Balkens. Gleichzeitig verringert sich die Wechselfrequenz. Die Verschiebung des Wechselverhältnisses kann folglich nicht (nur) durch Verkürzung der Dominanzphasen im linken Auge verursacht sein.
Abb. 3.9 zeigt an einigen Beispielen, dass sich bei Veränderungen des linken Musters vor allem die Phasenlänge im rechten Auge verändert. Die Dauer der Dominanzphasen im linken Auge bleibt dagegen relativ konstant (Ausnahme: Versuchsperson M.W.). Die Steigung der Regressionsgeraden durch die Werte für die Phasendauer im linken und rechten Auge unterscheiden sich stark: Die Steigungen der Geraden für das rechte Auge sind um einen Faktor 2 bis über 100 grösser als diejenigen des linken Auges (Ausnahme: Versuchsperson M.W.). Es ergibt sich eine (hoch)signifikante

negative Korrelation zwischen Frequenzfilterung des linken Musters und Phasenlänge im rechten Auge und eine wesentlich schwächere positive Korrelation zwischen Filterung und Dominanz des linken Auges (Anmerkung A13).

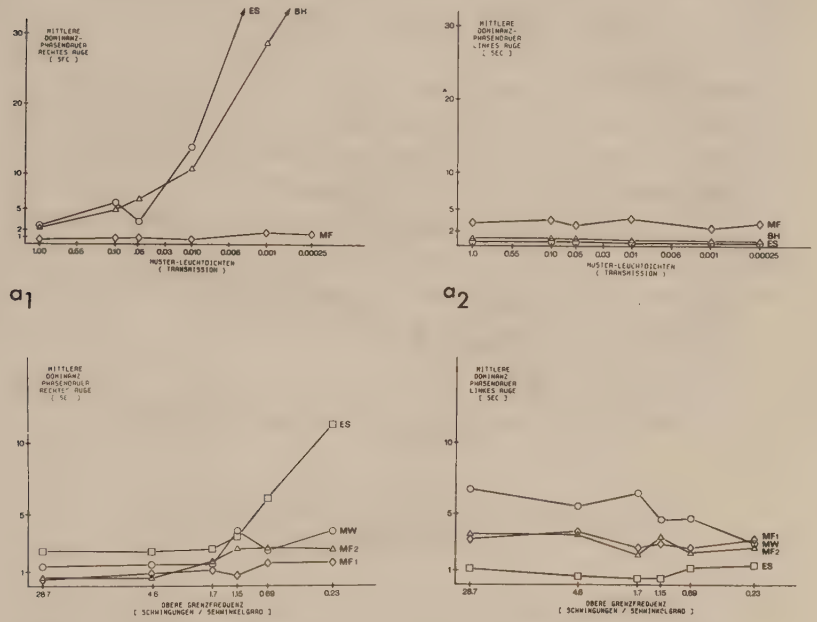


Abb. 3.9 Mittlere Phasendauer im rechten (a_1, b_1) und im linken (a_2, b_2) Auge in Abhängigkeit von a) der Leuchtdichte, b) der Abbildungsschärfe des linken Musters. Halb-logarithmische Auftragung.

.4.2 Einfluss von 'Konturenbetonung' auf das Wechselverhältnis: Hochpassfilterung

Eine Versuchsreihe mit Hochpassfilterung sollte zeigen, welchen Anteil die hohen Ortsfrequenzen an der Ausprägung des Wettstreits haben. Während in der vorausgegangenen Versuchsreihe alle Ortsfrequenzen oberhalb einer bestimmten Grenzfrequenz eliminiert wurden (woraus Unschärfe resul-

tiert), werden diesmal alle Frequenzen unterhalb einer definierten Frequenz zurückgehalten. Man sieht ein schrittweises Verblassen der Innenflächen des Spaltes und damit verbunden eine Betonung der Kanten (= Konturen) (vgl. Abb. 3.3c).

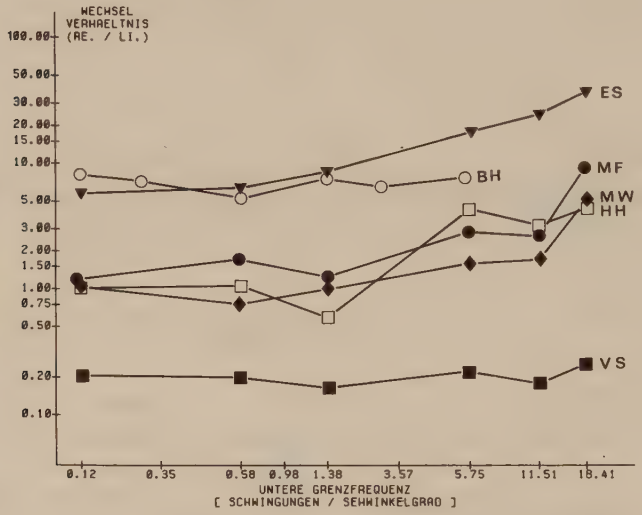


Abb. 3.10 Effekt von Hochpassfilterung (d.h. Eliminierung aller Ortsfrequenzen unterhalb von F) auf das Wechselverhältnis (Re/Li). Sechs Versuchspersonen.

Mit zunehmender Eliminierung niedriger Ortsfrequenzen aus der Abbildung des linken Musters verschiebt sich das Wechselverhältnis zunehmend zugunsten des rechten Auges. Der Anstieg scheint oberhalb einer Grenzfrequenz von etwa 1 - 3,5 Schwingungen pro Sehwinkelgrad stärker ausgeprägt zu sein.

Eine Regressionsgerade durch die normalisierten Messwerte aller Versuchspersonen hat eine Steigung von 0,20 mit einer Standardabweichung von ± 0,04 - was bedeutet, dass ein Zusammenhang zwischen Hochpassfilterung und Wechselverhältnis auf dem 0,1% Niveau gesichert ist (r = 0,63) (Anmerkung A 14).

Die Gesamtdauer, während derer das rechte Muster wahrgenommen wird (nicht dargestellt), steigt in ähnlicher Weise wie das Wechselverhältnis an.

3.4.3 Einfluss der Leuchtdichte auf das Wechselverhältnis

Wir stellten oben (vgl. Abb. 3.6) fest, dass durch Verminderung der Helligkeit eines der Balken das Wechselverhältnis sich etwas zugunsten der Gegenseite verschob. In der folgenden Versuchsreihe haben wir die Abhängigkeit des Wettstreits von der Leuchtdichte des senkrechten Balkens untersucht. Dazu wurden Graufilter in den Strahlengang des linken Auges eingeschoben. Es wurden keine Blenden verwendet.

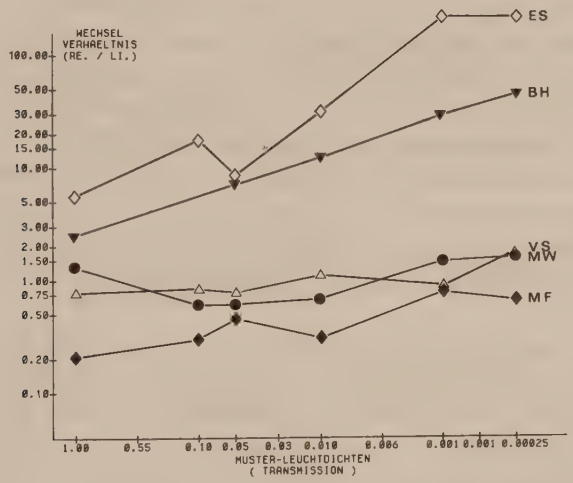


Abb. 3.11 Zusammenhang zwischen Wettstreit und Leuchtdichte: Die Leuchtdichte des im linken Auge abgebildeten Balkens wurde vermindert. Fünf Versuchspersonen.

Verminderung der Leuchtdichte des Balkens im linken Auge wirkt ähnlich wie das Unscharfstellen dieses Balkens: Das Wechselverhältnis verschiebt sich zugunsten des unveränderten Spaltes im rechten Auge.

Die Wechselfrequenz sinkt mit abnehmender Leuchtdichte des Musters (nicht dargestellt).
Um Verschiebungen des Wettstreitquotienten zu erreichen, die denen vergleichbar sind, die durch Unschärfe eines Spaltes erzeugt werden (vgl. Abb. 3.4), muss die Leuchtdichte eines der Balken etwa um den Faktor 10^4 herabgesetzt werden.
Es finden sich starke interindividuelle Unterschiede: Bei einem Teil der Versuchspersonen sind die Effekte nur sehr schwach ausgeprägt (= geringe Steigung der Regressionsgeraden: -0,07 ±0,03 (V.S.), -0,08 ±0,07 (M.W.) und -0,15 ±0,04 (M.F.)). Bei anderen ist die Veränderung des Wechselverhältnisses deutlicher: Die Regressionsgeraden haben eine Steigung von -0,46 ±0,15 (E.S.) und -0,36 ±0,01 (B.H.). Nur eine der Steigungen (M.W.) ist nicht signifikant von Null verschieden. Der Korrelationskoeffizient liegt zwischen 0,5 (M.W.) und 0,997 (B.H.).
Diese Ergebnisse zeigen, dass geringe Schwankungen (±35%) in der Leuchtdichte des Spaltes (bedingt z.B. durch Instabilität des Lasers), wie sie während unserer Versuche zur Ortsfrequenzfilterung (3.4.1 und 3.4.2) auftraten, keinen wesentlichen Einfluss auf das Wechselverhältnis haben dürften. Der Einfluss der Muster-Leuchtdichten ist verhältnismässig gering.
Wird die Leuchtdichte des Balkens vermindert, so ändert sich nicht notwendigerweise der Kontrast (= Leuchtdichte-Verhältnis) zwischen Balken und Umfeld. Denn die Helligkeit des Umfeldes wird ganz überwiegend durch das Streulicht bestimmt, das immer einen etwa konstanten Bruchteil der Balken-Leuchtdichte ausmachte.
Wir haben daher eine weitere Versuchsreihe durchgeführt, in der der Einfluss des Kontrastes auf das Wechselverhältnis bestimmt werden sollte. Dazu wurde von einer zusätzlichen Lichtquelle (L5 in Abb. 3.1) ein Zusatzhintergrund mit einem halbdurchlässigen Spiegel in den Strahlengang des linken Auges eingespiegelt. Dieses homogene Zusatzlicht wurde also nach der Abschwächung des senkrechten Balkens

auf das Muster des linken Auges addiert. Mit einer Leuchtdichte von etwa 1 cd/m^2 war das Zusatzlicht heller als das Streulicht des ungefilterten Balkens. Bei Abschwächung der Balken-Leuchtdichte verminderte sich daher der Kontrast (L_B/L_n) zwischen Balken und Umfeld erheblich: von etwa 4000 auf 2.

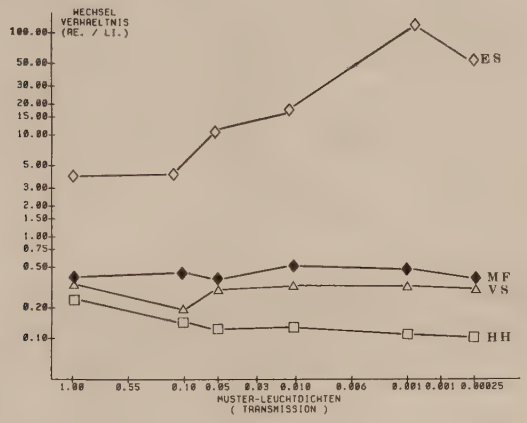


Abb. 3.12 Abhängigkeit des Wettstreits vom Kontrast. Vier Versuchspersonen.

Verminderung des Kontrastes zwischen Balken und Umfeld hat ähnliche Folgen wie die blosse Verringerung der Leuchtdichte des Balkens (Abb. 3.12).

.4.4 Wettstreit zwischen Kontur und Fläche

Um sicherzustellen, dass der Wettstreit auf Wechselwirkungen zwischen Konturen beruht, boten wir dem linken Auge den senkrechten Balken, während das rechte eine homogen erleuchtete Fläche doppelter Leuchtdichte sah. Wir ermittelten wiederum das Wechselverhältnis, die Wechselfrequenz und die Dauer, während derer der Reiz des rechten Auges

wahrgenommen wurde. (Genauer: Bei dieser Versuchsreihe sollte die V.P. immer dann den Schalter betätigen, wenn der Balken im linken Auge ganz oder teilweise verschwand).

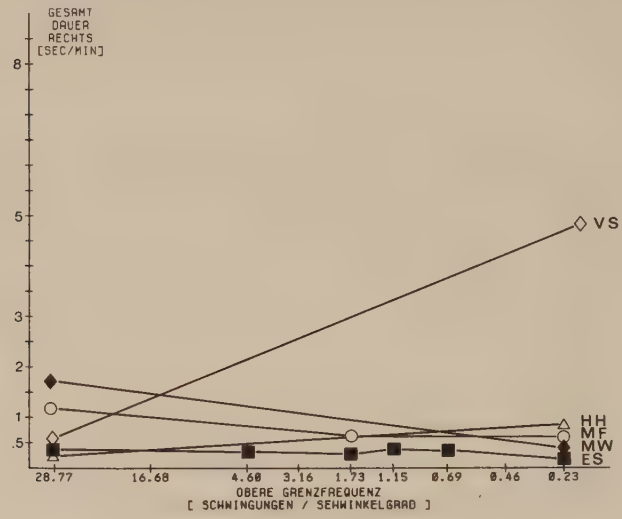


Abb. 3.13 Wettstreit zwischen Kontur abnehmender Schärfe (links) und homogener Fläche (rechts): Darstellung der Zeit, während derer die Kontur wahrgenommen wurde. Fünf Versuchspersonen (veränderter Maßstab).

Die Kontur wurde beinahe durchgehend wahrgenommen, selbst wenn sie extrem unscharf abgebildet war. Nur bei einer Versuchsperson (V.S.) verschwand die unscharfe Kontur für etwas längere Zeiten (ca. 5 sec/min). Doch auch bei dieser V.P. dominierte die unscharfe Kontur bei weitem über die Fläche (vgl. dagegen Wettstreit zwischen Konturen, Abb. 3.4).

3.4.5 Einfluss der Musterbreite auf den Wettstreit

Die Ortsfrequenzzusammensetzung (vgl. Anmerkung A 5) eines Balkens vor der Filterung ist abhängig von seiner Breite. Es gilt folgender Zusammenhang: $A = \frac{2 \sin (a \cdot \omega)}{\omega}$, wo A = Amplitude der Ortsfrequenz; a = Breite des Spaltes; ω =

Ortsfrequenz.
Das bedeutet, dass mit abnehmender Weite eines Spaltes die Amplitude seiner hohen Ortsfrequenzen ansteigt und diejenige der niedrigen Ortsfrequenzen abnimmt. Ein sehr schmaler Spalt enthält alle Ortsfrequenzen mit etwa gleicher Amplitude. Bei Vergrösserung der Spaltbreite ändert sich also der relative Ortsfrequenzgehalt zugunsten niedriger Ortsfrequenzen. Die Abbildungsschärfe dagegen bleibt unverändert. Wir haben die Breite des senkrechten Spaltes verändert und Wechselverhältnis sowie Wechselfrequenz für verschiedene Unschärfen untersucht (= Tiefpassfilterung).

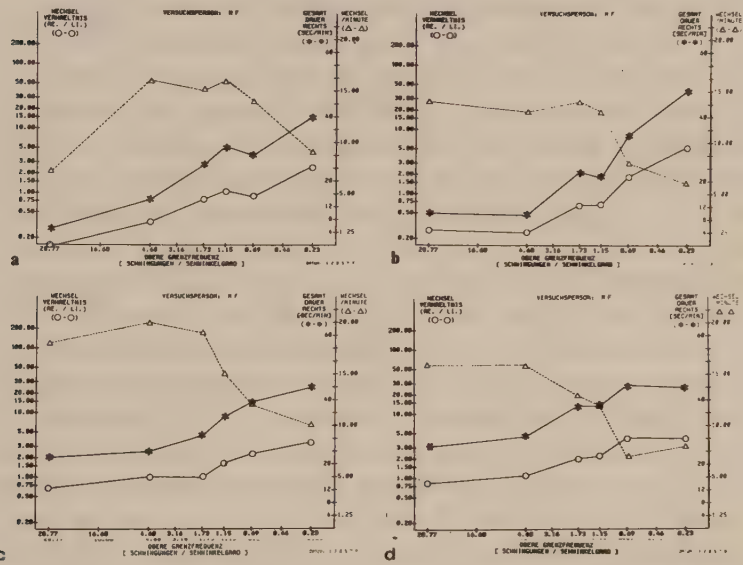


Abb. 3.14 Abhängigkeit von Wechselverhältnis, Sichtbarkeit des rechten Musters und Wechselfrequenz von der Abbildungsschärfe (Tiefpassfilterung) für verschiedene Breiten des linken Musters (a = 10', b = 20', c = 40', d = $1^{o}20'$).

In Abb. 3.14 nimmt von a) nach d) die Breite des Spaltes zu, folglich die Amplitude der hohen Ortsfrequenzen ab. Breitere Muster sind (deshalb?) trotz ihrer grösseren Lichtstärke

(= grössere Fläche bei gleicher Leuchtdichte) eher kürzer sichtbar als schmale Muster.
Unschärfe (= Tiefpassfilterung im Ortsbereich) wirkt bei allen Musterbreiten ähnlich: Sie führt zum Absinken der Wechselfrequenzen und zur Verschiebung des Wechselverhältnisses zugunsten des scharf abgebildeten Balkens im rechten Auge. Die Stärke des Effektes scheint mit wachsender Musterbreite (a) - d)) abzunehmen.
Die Veränderungen der Steigung von Regressionsgeraden durch die Messpunkte sind bei zwei V.P.'s (V.S. und M.F.) signifikant von Null verschieden ($p < 0{,}001$) (Anmerkung A 15).

Das Wechselverhältnis wird stärker von der Ortsfrequenzfilterung als von der Musterbreite bestimmt. Die Kurven a) bis d) der Abb. 3.14 zeigen mit zunehmender Breite des linken Musters eine leichte Verschiebung des Wechselverhältnisses zugunsten des rechten Musters. Diese Tendenz konnte jedoch nicht bei allen V.P.'s beobachtet werden, es fanden sich sogar gegenläufige Veränderungen. In einer weiteren Versuchsreihe variierten wir deshalb die Breite des linken Musters, unterzogen es jedoch keiner Ortsfrequenzfilterung. Das Muster des rechten Auges blieb unverändert. Bei der Mehrzahl der Versuchspersonen verschiebt sich mit zunehmender Breite des linken Musters das Wechselverhältnis nach rechts (Ausnahme: E.S.) (Abb. 3.15). Die Regressionsgeraden weisen Steigungen zwischen 0,03 und 0,40 (E.S.: $-0{,}47 \pm 0{,}29$). Lediglich eine der Regressionsgeraden (H.H.) besitzt eine signifikant ($p < 0{,}001$) von Null verschiedene Steigung; der zugehörige Regressionskoeffizient beläuft sich auf 0,81.
Durch die Verschiebung der Ortsfrequenz-Zusammensetzung eines Musters hin zu niedrigeren Frequenzen sinkt demnach seine Wirksamkeit eher ab (trotz gleichzeitigem Anstieg der Licht-Intensität um etwa das 15fache), der Effekt ist jedoch relativ schwach und schwankt von Person zu Person stark.

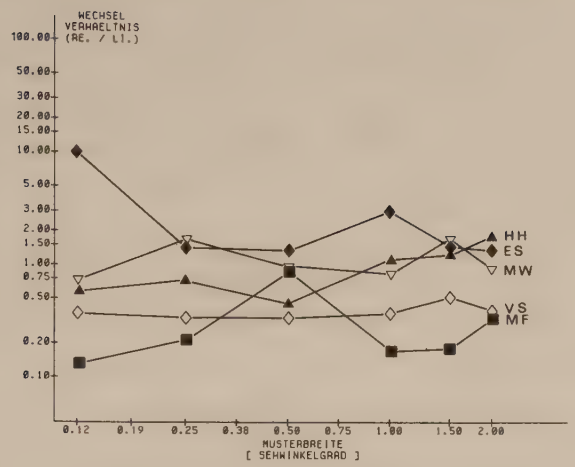


Abb. 3.15 Einfluss der Musterbreite im linken Auge auf das Wechselverhältnis: Rechts zu Links. Doppelt-logarithmische Auftragung. Fünf Versuchspersonen.

Während der Versuche fiel uns zweierlei auf. Zum einen schien das Muster des linken Auges bei der grössten Weite ($1^{o}20'$) zeitweise in zwei Teile zu zerfallen: die beiden senkrechten Kanten. Diese wechselten mit dem waagerechten Spalt des rechten Auges. Dagegen war der waagerechte Spalt in der Mitte des breiten senkrechten Spaltes fast dauernd sichtbar. Diese Beobachtung werten wir als einen weiteren Hinweis dafür, dass es sich beim 'binokularen Wettstreit' tatsächlich um einen 'Wettstreit der Konturen' handelt.

Die Versuchsreihe insgesamt gibt die Veränderungen der Wettstreitparameter an, die beim Wechsel von einer Linie zu einer Kante auftreten: Durch die Verbreiterung des Musters wird aus dem Spalt ein Rechteck.

Unsere zweite Beobachtung betrifft die Vergenzbewegungen beider Augen, die während unserer Versuche trotz der Fusionshilfen stets in mehr oder weniger starkem Masse vorkamen. Diese Augenbewegungen, die bei der Darbietung nicht fusionierbarer Muster auftreten, sind bei scharf abgebilde-

ten Mustern stärker als wenn eine der Muster-Abbildungen unscharf ist. Sie scheinen aber fast noch stärker von der Breite des senkrechten Balkens abzuhängen: Mit zunehmender Breite dieses Balkens (= zunehmender Differenz der Musterbreite) werden die Bewegungen schnell schwächer. Das könnte Rückschlüsse erlauben auf die Art der optischen Informationen, die von den Zentren der Augenmotorik und Fusionskontrolle benutzt werden.
Die Wechselfrequenz wird weit stärker von der Frequenzfilterung bestimmt als von der Musterbreite, wir fanden sowohl Verlangsamung als auch Erhöhung der Wechselfrequenz (nicht dargestellt).

3.4.6 Einfluss der Orientierung auf den Wettstreit

Der Winkel zwischen den Mustern beider Augen wurde durch Drehen des senkrechten Spaltes (gegen den Uhrzeigersinn) verändert. Nimmt man an, dass im visuellen Cortex Neurone mit verschieden orientierten rezeptiven Felder existieren oder gar Orientierungs-Kanäle (vgl. Anmerkung A 4), dann werden nach der Drehung andere Nervenzellpopulationen angesprochen als zuvor. Ihre Interaktion mit den Neuronen, die das Bild des waagerechten Balkens verarbeiten, bestimmen den Verlauf des Wechsels.
Mit abnehmendem Winkel verschiebt sich das Wechselverhältnis etwas zugunsten des waagerechten Balkens (Abb. 3.16). Die Verschiebung ist jedoch nicht sehr stark ausgeprägt, weshalb wir eine weitere Messreihe (s.u.) durchgeführt haben, in der die Orientierung verändert wurde.
Die Steigung der Regressionsgeraden liegt für 90^{o} Schnittwinkel bei -0,25 $\pm$0,08, für 68^{o} bei -0,64 $\pm$0,35 und für 45^{o} bzw. 23^{o} bei -0,20 $\pm$0,08 bzw. -0,43 $\pm$0,16. Es fällt kein einfacher Zusammenhang zwischen dem Kreuzungswinkel und der Ortsfrequenzabhängigkeit auf.
Die Gesamtdauer, während derer das rechte Muster sichtbar ist, steigt entsprechend an. Die Wechselfrequenz nimmt innerhalb jeder Messreihe ab, sie ist bei dieser V.P. für

kleinere Schnittwinkel höher als für senkrecht zueinander orientierte Muster. Andere V.P.'s zeigten unveränderte oder erniedrigte Wechselfrequenzen (nicht dargestellt).

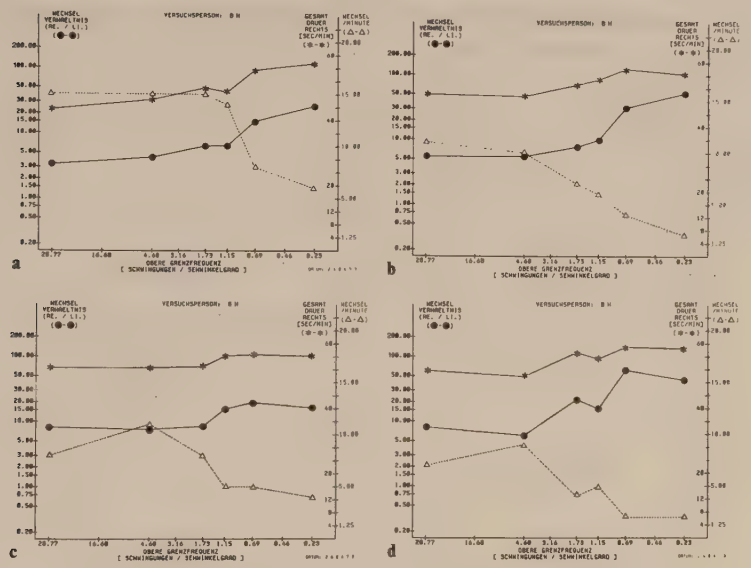


Abb. 3.16 Verlauf des Wechsels in Abhängigkeit von der Abbildungsschärfe (= dem Ortsfrequenzgehalt) für verschiedene Winkel zwischen den Muster beider Augen (a = 90°, b = 60°, c = 45°, d = 23°).

Die Interaktionen zwischen Mustern unterschiedlicher Orientierung beschränken sich offensichtlich nicht auf senkrecht zueinander verlaufende Richtungen, sondern erstrecken sich über einen weiten Bereich veschiedener Schnittwinkel!
In weiteren Versuchen wurde die Orientierung des senkrechten oder des waagerechten Balkens verändert (ohne gleichzeitige Frequenzfilterung): Abb. 3.17 zeigt die Resultate. Das Wechselverhältnis wird durch die veränderte Orientierung des linken Musters zugunsten der rechten Seite verschoben (Regressionsgeraden mit Steigungen von -0,0078

±0,0015 (M.F.); 0,0057 ±0,0026 (E.S.); 0,0022 ±0,0027 (M.W.); -0,0059 ±0,0017 (B.H.); -0,0016 ±0,003 (V.S.) und 0,015 ±0,004 (H.H.) (vgl. Abb. 3.17). Vier der sechs Geraden spiegeln mit hoher Wahrscheinlichkeit ($p < 0,05$) einen systematischen Zusammenhang wider, zwei sind nicht signifikant von Null verschieden (M.W., V.S.).

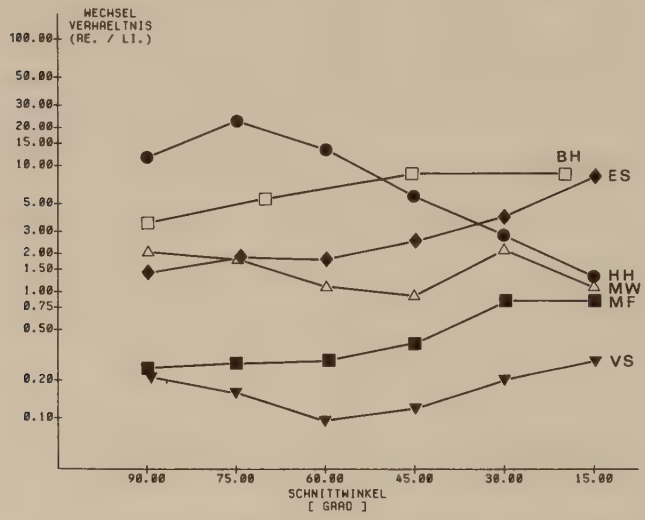


Abb. 3.17 Abhängigkeit des Wechselverhältnisses vom Schnittwinkel zwischen beiden Balken. Rechtes Auge: waagerechter Balken; linkes Auge: senkrechter Balken (wird schrittweise gegen den Uhrzeigersinn gedreht).

Eine ähnliche Verschiebung erhielten wir, wenn wir den waagerechten Balken drehten.
Die Gesamtdauer der Sichtbarkeit des rechten Musters stieg entsprechend an, die Wechselfrequenz (nicht dargestellt) zeigte teilweise eine Abnahmetendenz.
Die Verschiebung des Wechselverhältnisses könnte einerseits auf dem veränderten Schnittwinkel beruhen, andererseits auf der besonderen Prädominanz, die - wie wir oben (S. 23) sahen - bei einigen Versuchspersonen der Senkrechten zukam.

In einer weiteren Versuchsreihe drehten wir daher beide Muster schrittweise entgegen dem Uhrzeigersinn, wobei der Schnittwinkel konstant blieb (vgl. Abb. 3.18). Durch Drehen beider Muster verschob sich das Wechselverhältnis bei der Mehrzahl der V.P.'s zugunsten des rechten Auges (bei V.S. zugunsten des linken Auges). Die Regressionsgeraden durch die Messpunkte weisen folgende Steigungen und Standardabweichungen auf: 0,012 ±0,001 (M.F.); 0,0076 ±0,0013 (E.S.); -0,0014 ±0,0011 (V.S.); 0,0033 ±0,0006 (M.W.) und 0,0032 ±0,0041 (H.H.). Mit zwei Ausnahmen (V.S., H.H.) sind alle Steigungen hochsignifikant von Null verschieden ($p < 0,0001$).

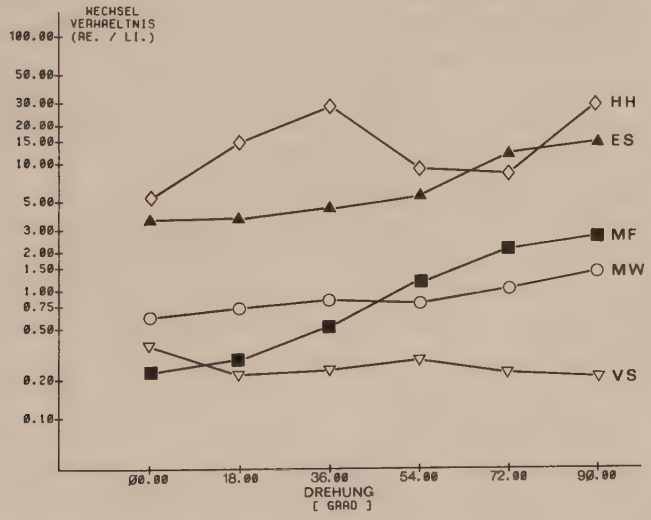


Abb. 3.18 Wechselverhältnis als Funktion der Musterorientierung. Beide Muster wurden schrittweise im Gegen-Uhrzeigersinn gedreht. Der Schnittwinkel blieb konstant (90^{o}).

Der entscheidende Faktor für die Verschiebung des Wechselverhältnisses scheint demnach mehr in der Veränderung der Orientierung als in der Änderung des Schnittwinkels zu lie-

gen. Sowohl die Waagerechte als auch besonders die Senkrechte scheint eine besondere Prädominanz aufzuweisen. Der Schnittwinkel scheint jedoch ebenfalls eine - wenn auch geringere - Rolle zu spielen. Für die relative Dominanz der Muster ist ausserdem - für verschiedene V.P.'s verschieden stark - das jeweilige Auge mitbestimmend, durch welches das betreffende Muster wahrgenommen wird.

3.5 INTERPRETATION DER VERSUCHSERGEBNISSE

Wir haben gezeigt, dass der sogenannte binokulare Wettstreit grösstenteils auf Wechselwirkungen zwischen Konturen beruht. Selbst unscharfe Konturen dominieren bei dichoptischer Darbietung über unter Umständen sehr viel hellere homogene Flächen (3.4.4). Werden die gleichen Reize mon- oder binokular geboten (statt dichoptisch), dann wird die Kontur nicht wahrgenommen. Das weist auf eine nicht-lineare Operation bei der Kombination der Bilder beider Augen hin.

Konturen können aufgefasst werden als Überlagerung vieler Sinusschwingungen mit verschiedenen Ortsfrequenzen. (vgl. Anmerkung A 5). Unsere Versuche legen nahe, dass Schwingungen verschiedener Frequenz unterschiedlich starke Dominanz zukommt. Filtert man aus der Abbildung eines Spaltes die hohen Ortsfrequenzen heraus und erzeugt auf diese Weise ein unscharfes Bild, dann wird das Muster der Gegenseite länger wahrgenommen: Das Wechselverhältnis verschiebt sich zugunsten des scharfen Musters, und die Wechselfrequenz nimmt ab (3.4.1). Das stimmt mit den Ergebnissen von BREESE (1899) und LEVELT (1968) überein.
Eliminierung der niedrigen Ortsfrequenzen (= Produktion eines Konturen-betonten Bildes) führt zu etwas schwächeren Veränderungen von Wechselverhältnis und Wechselfrequenz (3.4.2) (Anmerkung A 17). Das steht im Gegensatz zum monokularen Wettstreit: Dort führen Muster aus hohen Ortsfrequenzen zu einem langsameren Wechsel als aus niedrigen Ortsfrequenzen bestehende Muster (ATKINSON et al., 1973).

Es überrascht, dass sowohl Entfernung der hohen als

auch der niedrigen Ortsfrequenzen das Wechselverhältnis zugunsten des ungefilterten Musters verschiebt. Aufgrund der relativ geringen Empfindlichkeit, die unser visuelles System für hohe und niedrige Ortsfrequenzen aufweist (CAMPBELL & KULIKOWSKI, 1966; KELLY, 1979), sollte nach Eliminierung sehr hoher oder sehr niedriger Ortsfrequenzen bei gleichzeitigem Leuchtdichtenausgleich die 'Summe der neuronalen Erregung' aller Kanäle eher ansteigen. Wir können diese Ergebnisse also als einen Hinweis für eine Art von Kooperation verschiedener Ortsfrequenzkanäle eines Auges werten, die beim binokularen Musterwettstreit wirksam werden könnte.

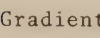
Die durchschnittliche Zeitdauer, während derer das gefilterte Muster innerhalb jeder Wechselperiode wahrgenommen wird, bleibt weitgehend konstant. Das spricht für kreuzweise Hemmung der beiden Muster-Repräsentanzen: Wird die 'Stärke' eines der Muster vermindert, dann bleibt die Dauer seiner subjektiven Sichtbarkeit innerhalb jeder Wechselperiode gleich, das Verhältnis verschiebt sich aufgrund der längeren Sichtbarkeit des Gegenmusters (vgl. LEVELT, 1965).

Die Standardabweichung war positiv mit der Höhe der Messwerte korreliert. Dies und die Absolutwerte der Abweichung weisen darauf hin, dass dem Wechsel ein zufallsbedingter (stochastischer) Prozess zugrunde liegt, der durch eine Poisson- oder γ-Verteilung beschrieben werden kann (LEVELT, 1967).

Die Grösse der Standardabweichung war mit ca. 70 % des Messwertbetrages ungewöhnlich hoch. LEVELT (1967) fand bei Wettstreitversuchen Standardabweichungen ähnlicher Höhe (ca. 50 %). Anscheinend konnten während der Versuche bestimmte Parameter nicht konstant gehalten werden. Da der binokulare Wettstreit von Faktoren wie Motivation und Aufmerksamkeit abhängt, führen wir die Schwankungen der Messwerte zumindest teilweise auf den Einfluss 'höherer' Zentren des Zentralnervensystems zurück.

In den ersten Versuchsdurchgängen hatten wir bestimmte Ortsfrequenzen aus den Bildern des senkrechten Spaltes entfernt

und dabei die Leuchtdichte konstant gehalten.
In einer weiteren Versuchsreihe verminderten wir die Leuchtdichte des Spaltes bzw. den Kontrast zwischen Balken (= Bild des Spaltes) und Umfeld ohne jede Ortsfrequenzfilterung. Es ergaben sich bei starker Abschwächung ($1:10^4$) ähnliche Effekte wie bei der Ortsfrequenzfilterung (Anmerkung A 18).

Die Untersuchungen von BREESE (1899), GELLHORN und KUCKENBURG (1924), ROELOFS und ZEEMAN (1919) und ALEXANDER und BRICKER (1952) zeigten ebenfalls einen Zusammenhang zwischen Musterkontrast und Wechselverhältnis.
Wird ein Gegenstand durch eine Linse abgebildet (z.B. im Auge) und das (Netzhaut-)Bild durch Defokussieren unscharf gemacht, dann verändert sich dieses Bild in zweierlei Hinsicht: Zum ersten enthält es (praktisch) nur Ortsfrequenzen unterhalb einer definierten Grenzfrequenz, die durch den Grad der Unschärfe bestimmt ist. Zweitens erhöht sich der Gleichlichtanteil in der Abbildung, wodurch der Kontrast vermindert wird (vgl. CAMPBELL & GUBISCH, 1966; BOUR, 1980).
Unsere Versuche zeigten, dass die beim Defokussieren eines Musters auftretenden Effekte: Elimination der hohen Ortsfrequenzen und Erhöhung des Gleichlichtanteils in gleicher Richtung auf den Wettstreit einwirken: im Sinne einer Verlangsamung der Wechselfrequenz und Erhöhung der relativen Dominanz des scharf abgebildeten Spaltes.
Die beiden Effekte (Ortsfrequenzfilterung und Gleichlichterhöhung) vermindern den 'Kontrastgradienten', d.h. Ausmass und Steilheit des wahrgenommenen Hell-Dunkel-Übergangs. Denn während die Gleichlichterhöhung den Kontrast insgesamt vermindert:  statt , wird die Anstiegssteilheit des Gradienten nach Eliminierung der hohen Ortsfrequenzen weniger steil: statt .
Ob der Kontrastgradient das vom visuellen System unmittelbar verwendete Merkmal ist, oder ob der Gradient aufgrund des veränderten Ortsfrequenzgehaltes wirksam wird, lässt sich prinzipiell durch Verbreiterung der Muster feststellen: Dabei ändert sich der Ortsfrequenzgehalt trotz konstan-

tem Kontrastgradienten. Leider sind unsere Versuchsergebnisse in diesem Punkt nicht eindeutig - es scheint jedoch zumindest bei einer Versuchsperson eine Abhängigkeit des Wechselverhältnisses vom Ortsfrequenzgehalt vorzuliegen. Weitere Messungen wären notwendig, um diese Frage sicher beantworten zu können.

Neben der Dominanz eines Auges über das andere fanden wir die Dominanz bestimmter Orientierungen über andere. Bei der Mehrzahl der Versuchspersonen zeigte sich insbesondere eine Bevorzugung der Senkrechten.

Wir konnten ausserdem zeigen, dass die Wechselwirkungen zwischen Geraden sich über einen weiten Bereich verschiedener Orientierungen beider Muster und ebenso über einen weiten Bereich verschiedener Schnittwinkel zwischen den Mustern erstrecken.

Orientierende Untersuchungen zeigten, dass keiner der von uns untersuchten Wechselparameter von der Länge der verwendeten Muster abhängt.

Wir fanden grosse interindividuelle Differenzen bezüglich Wechselfrequenz und Wechselverhältnis trotz identischer Reizbedingungen. Diese Differenzen spiegeln vermutlich Unterschiede der Sehsysteme wider: von leichten Brechungsanomalien über Netzhautasymmetrien zu Differenzen zwischen den beiden Hemisphären des Cortex sind die verschiedenartigsten Verursachungen denkbar.

Die uns besonders interessierende Abhängigkeit des binokularen Wettstreits vom Ortsfrequenzgehalt der verwendeten Muster konnte bei allen Versuchspersonen nachgewiesen werden.

4 LÖSCHPHÄNOMEN

4.1 DEFINITION

"Bietet man einem Auge an einer parazentralen Netzhautstelle ein Objekt dar und unmittelbar hinterher dem anderen Auge auf abbildungsgleicher Netzhautstelle ein ähnliches Objekt ..., so wird das zuerst angebotene Objekt (Erstreiz) im Moment der zweiten Anbietung (Zweitreiz) unsichtbar, obwohl die Erstanbietung anhält"(AULHORN, 1965, S. 31/32). Dieser Effekt wurde von AULHORN (loc. cit.) als 'Löschphänomen' bezeichnet. Er soll weitgehend unabhängig von der Aufmerksamkeit sein. Das Löschphänomen kann nicht monokular ausgelöst werden. Es handelt sich also vermutlich um einen binokularen Effekt: Die Wahrnehmung eines Auges wird durch Darbietung eines Musters auf korrespondierenden Netzhautarealen des anderen Auges unterdrückt. Wir möchten die Definition von AULHORN dahingehend erweitern, dass es sich bei dem Zweitreiz nicht unbedingt um ein dem Erstreiz ähnliches Muster handeln muss, sondern jedes strukturierte (konturenreiche) Muster verwendet werden kann.
Das Löschphänomen beruht vermutlich auf der gleichen binokularen Inhibition wie der binokulare Musterwettstreit. Die Untersuchung dieses Phänomens bietet daher die Möglichkeit, die räumliche Ausdehnung dieser binokularen Inhibition zu quantifizieren.

4.2 LITERATUR

Während der Erstreiz den Zweitreiz bei Darbietung nahe des Netzhautzentrums unmittelbar auslöscht, kann in der Netzhautperipherie bis zu 1/2 sec. bis zum Eintritt der Löschung vergehen. Der Zweitreiz muss nicht unbedingt auf genau korrespondierende Retinabezirke des contralateralen Auges fallen, sondern hemmt den Erstreiz auch bei Darbietung in einem bestimmten (von der Exzentrizität abhängigen: Abb. 4.2) Abstand von der genauen Deckungsstelle (vgl. Abb.

4.1). Von jedem Punkt des (gestrichelten) Löschfeldes aus kann der Erstreiz gelöscht werden. Je weiter jedoch der Zweitreiz vom 'Mittelpunkt' des Löschfeldes entfernt ist, desto geringer wird der Anteil der Darbietungen, in denen er den Erstreiz löscht: von 100% am korrespondierenden Netzhautpunkt bis zu 0% ausserhalb des Löschfeldes. Man findet eine grosse interindividuelle Variation.

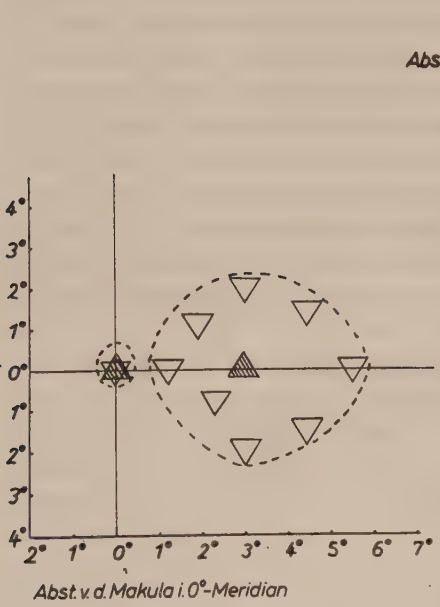


Abb. 4.1 Ausdehnung von Löschfeldern als Funktion des Retinaortes (aus: AULHORN, 1967, S. 41).

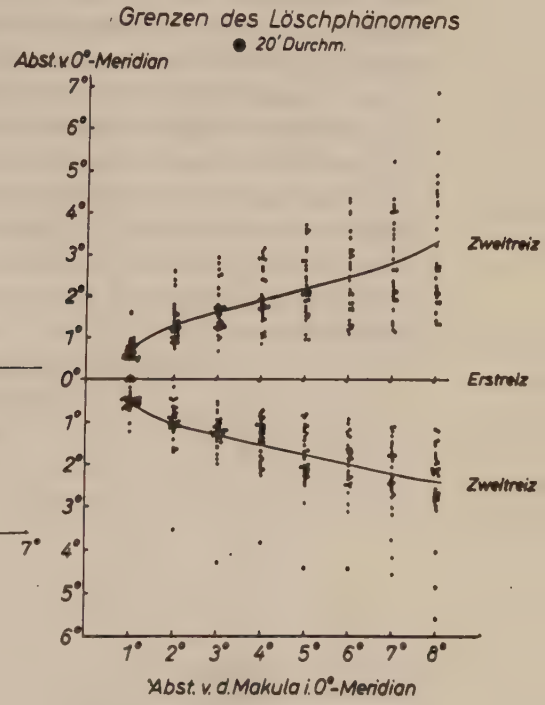


Abb. 4.2 Vertikale Ausdehnung der Löschfelder von V.P.'s (aus: AULHORN, 1967, S. 39).

Manche Versuchspersonen zeigen eine Asymmetrie der Löschwirkung: Ein Auge hemmt das andere leichter als es von die-

sem gehemmt wird, oder die Löschfelder beider Augen weisen unterschiedliche Ausdehnung auf.
Die Feldgrösse wächst für wachsende Testzeichengrössen und -kontraste und bei Dunkeladaptation des Auges. Gleichzeitig nimmt die Löschungshäufigkeit ab.

4.2.1 Was den Zusammenhang zwischen Wechsel und Löschphänomen anbetrifft, wissen wir uns mit AULHORN einig: "Ebenso wie das Löschphänomen ist auch der binoculare Wettstreit als binocular ausgelöster Hemmungsvorgang anzusehen ..." (1965, S. 41). AULHORN (1965) und NIETHHAMMER (1966) führten Versuche zum Wettstreit mit einer Versuchsanordnung durch, die der für die Untersuchung des Löschphänomens verwendeten weitgehend entsprach. Dabei fanden sie, "dass der Wettstreit etwa im gleichen Bereich vorhanden war wie das Löschphänomen" (AULHORN, 1965, S. 42). Eindeutiger Wechsel liess sich nur innerhalb des in Abb. 4.3 angegebenen Bereichs auslösen.

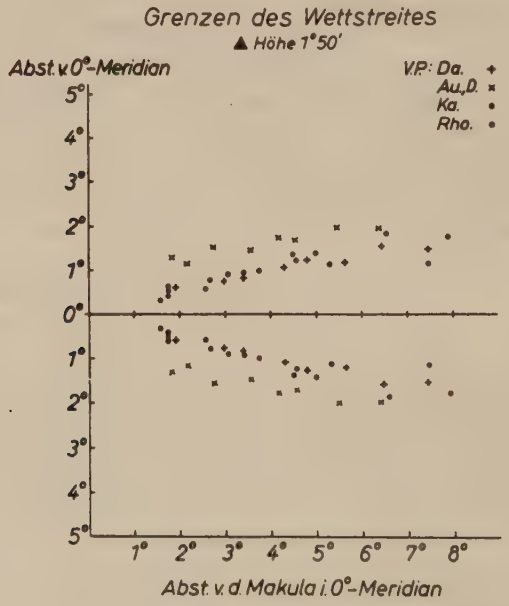


Abb. 4.3 Grenzen des Wettstreites (aus: AULHORN, 1967,S.42).

4.3 METHODIK

4.3.1 Wir haben das Löschphänomen mit Hilfe der Phasendifferenz-Haploskopie (AULHORN, 1966) untersucht. Dazu verwendeten wir das von AULHORN entwickelte Haploskop:
Die Versuchsperson blickt durch einen binokularen Einblick, genannt 'Brille'. Vor jedem Auge rotiert dann eine Sektorenscheibe, die von je einem Synchronmotor angetrieben wird. Die Sektorenscheiben geben abwechselnd je einem Auge freien Ausblick. Die Testmuster werden mittels zweier Projektoren auf eine Leinwand abgebildet. Vor jedem Projektor rotiert ebenfalls eine von einem Synchronmotor angetriebene Sektorenscheibe. Zu jedem Zeitpunkt fällt demnach nur Licht aus einem der Projektoren auf die Leinwand. Da je zwei der Motoren (je einer der Projektoren und der Brille) in Phase laufen, das heisst gleichzeitig 'öffnen' und 'schliessen', kann jedes Auge nur eines der Muster wahrnehmen. Die Frequenz der An/Aus-Phasen liegt mit 100 Hertz weit über der menschlichen Flicker-Fusions-Frequenz: Man bemerkt nichts von den Unterbrechungen.
Die Versuchsanordnung erlaubt die bequeme Untersuchung auch ungeübter Versuchspersonen und kommt den Verhältnissen beim normalen Sehen recht nahe. Dagegen lassen sich hier nicht so hohe Muster-Leuchtdichten erzielen wie auf einer mikrooptischen Bank.

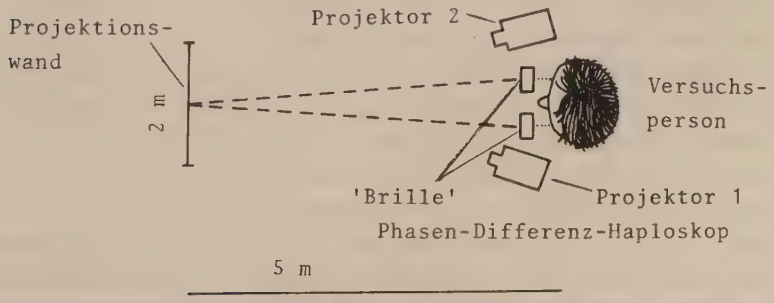


Abb. 4.4 Versuchsaufbau zur Untersuchung des Löschphänomens

Wir verwendeten Dias, die Balken verschiedener (Un)-Schärfe zeigten. Die Leuchtdichte der Muster betrug zwischen 50 und 100 Candela/m^2. Die Hintergrundbeleuchtung belief sich auf 1 cd/m^2. Der Abstand zwischen Versuchsperson und Leinwand betrug 5 m.

In der Regel sah die Versuchsperson mit dem linken Auge einen senkrechten Balken mit einer Grösse von 2^o Länge und $0{,}3^o$ Breite (Erstreiz). Dem rechten Auge wurde dann kurzzeitig ein senkrechter Balken gleicher Grösse geboten (Zweitreiz) und registriert, ob der Erstreiz verschwand. Alle Orte im Gesichtsfeld des rechten Auges, von denen aus der senkrechte Balken im contralateralen Auge zum Verschwinden gebracht werden kann, werden zusammengefasst als Löschfeld bezeichnet.

4.3.2 Wir haben für verschiedenen Retinaorte und für verschiedene Musterschärfen die vertikalen Löschfelddurchmesser bestimmt, da diese weitgehend unabhängig von Augenbewegungen sind.

Zur Ausmessung der Löschfelder wurde der Zweitreiz zuerst ausserhalb der Löschfeldgrenzen dargeboten. Er wurde dann schrittweise (je 15 Winkelminuten) nach unten bzw. oben verschoben, bis eine Löschung des Erstreizes erfolgte. Als Grenze eines Löschfeldes bezeichneten wir den Ort, an dem erstmalig bei zwei aufeinanderfolgenden Darbietungen des Zweitreizes Löschung erfolgte.

Zum schnellen Ausmessen der Löschfeldgrösse projizierten wir nach Bestimmung der Löschfeldgrenze ein Gittermuster (Fotographie eines Logarithmenpapiers) auf die Leinwand. Dessen Grösse war so justiert, dass sich der Abstand in Sehwinkelgrad unmittelbar durch die Anzahl der zwischen Erst- und Zweitreiz befindlichen Quadrate ergab.

4.3.3 Insgesamt nahmen 4 Versuchspersonen (3 ♀, 1 ♂) an den Versuchen teil. Drei von ihnen hatten zuvor an den Experimenten zum Wettstreit teilgenommen. Alle Versuchspersonen waren normalsichtig. Ihr Alter lag zwischen 18 und 37 Jahren. Sie wurden vor Beginn der Versuche jeweils 10 Minuten lang dunkel adaptiert.

Ein Probedurchlauf vor Beginn der eigentlichen Messungen erlaubte den Versuchspersonen, mit dem Löschphänomen vertraut zu werden. Dabei zeigte sich, dass es manchen Versuchspersonen schwer fällt, ständig auf den binokularen Fixierpunkt zu schauen. Das ist aber unbedingt erforderlich: Wenn man bei Erscheinen des Zweitreizes einen kurzen 'Seitenblick' auf die Muster wirft, tritt keine Löschung ein.

4.4 VERSUCHSERGEBNISSE

4.4.1 Ausdehnung des Löschfeldes in Abhängigkeit von der Unschärfe des Erstreizes

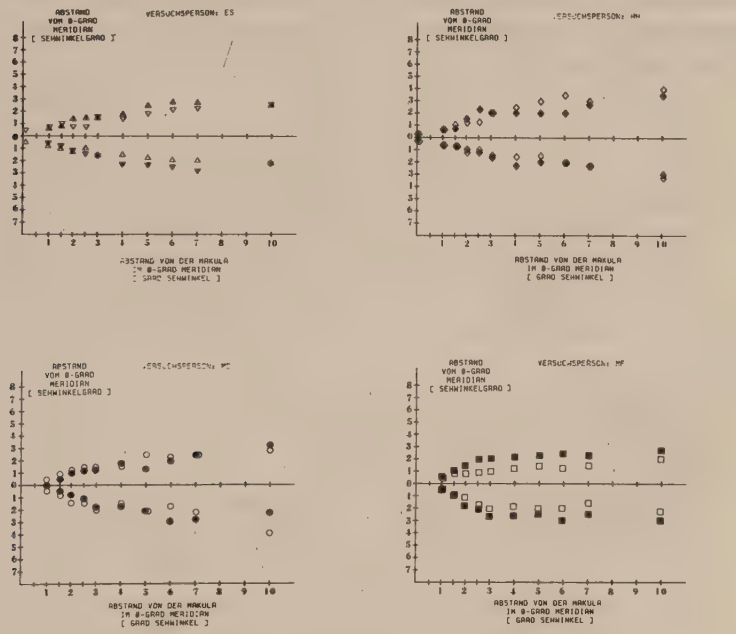


Abb. 4.4 Ausdehnung von Löschfeldern in Abhängigkeit vom Netzhautort. ▲, ◆, ●, ■ = scharf abgebildeter Erstreiz; △, ◇, ○, □ = unscharfer Erstreiz.

Während der ersten Messreihe war der Erstreiz scharf abgebildet, während er bei der zweiten Messreihe unscharf war. Abb. 4.4 zeigt die Ergebnisse für vier Versuchspersonen: Ausgefüllte Symbole stehen für scharf abgebildeten Erstreiz, Linien-Symbole für unscharfen Erstreiz.
Der vertikale Löschfelddurchmesser wird offenbar durch Unschärfe des Erstreizes nicht wesentlich beeinflusst.

Unschärfe ändert die Löschfeldgrösse nur um Bruchteile ihres ursprünglichen Wertes. Ausserdem verändert sich die Löschfeldgrösse nicht bei allen Versuchspersonen gleichsinnig: Neben verkleinerten Löschfeldern (M.F.) finden sich andere, die eher grösser werden (M.D.)

4.4.2 Ausdehnung des Löschfeldes in Abhängigkeit von der Abbildungsschärfe des Zweitreizes

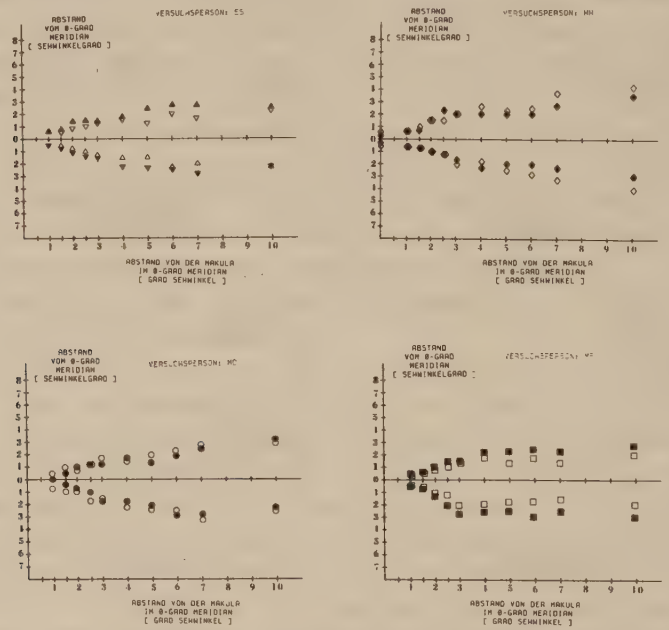


Abb. 4.5 Ausdehnung von Löschfeldern als Funktion des Netzhautortes. ▲, ◆, ●, ■ = scharf abgebildeter Zweitreiz; △, ◇, ○, □ = unscharfer Zweitreiz.

Die Versuchsbedingungen entsprachen den in Abschnitt 4.4.1 beschriebenen. Diesmal war jedoch der Zweitreiz während der zweiten Messreihe unscharf abgebildet.
Die Ausdehnung der Löschfelder verändert sich bei unscharfem Zweitreiz (△, ◇, ○, □) im Vergleich zur Weite bei scharfem Zweitreiz (▲, ◆, ●, ■) nicht eindeutig (Abb. 4.5). Bei verschiedenen Versuchspersonen findet sich sowohl Vergrösserung als auch Verkleinerung der Löschfelder - bei einer Versuchsperson beides (an verschiedenen Netzhautorten).

4.5 INTERPRETATION

Die Ausdehnung der dichoptischen Hemmung (die unserer Ansicht nach das Löschphänomen verursacht) scheint relativ unabhängig vom Ortsfrequenzgehalt (= der Abbildungsschärfe) der verwendeten Reize zu sein. Unscharfe Reize hemmen Muster der Gegenseite über etwa gleich grosse Entfernung wie scharfe Reize.
Unscharfe Muster werden ausserdem über ebenso weite Entfernungen hin gelöscht wie scharfe Muster. Die Hemmung weist also entweder eine (von der Position auf der Netzhaut abhängige) maximale Ausdehnung auf, innerhalb derer alle Muster etwa gleich gut gelöscht werden. Oder: Unscharfe Muster setzen dem 'Gelöscht-werden' einen ebenso grossen 'Widerstand' entgegen wie scharfe Muster. Zur Differenzierung zwischen diesen beiden Möglichkeiten wären weitere Versuche erforderlich. Die Grösse der parafovealen Löschfelder steht in guter Übereinstimmung mit der Ausdehnung des dichoptischen Randeffekts (vgl. § 5) und der Weite der dichoptischen Suppression (vgl. § 6).
Unklar ist, warum eine Löschung bei manchen Versuchspersonen foveal nicht möglich ist. Vielleicht sind die Löschfelder so klein, dass bei nicht exakter Fixation der Erstreiz häufig ausserhalb des Löschfeldes liegt.

5 DICHOPTISCHER RANDEFFEKT

5.1 DEFINITION

Als dichoptischen Randeffekt bezeichnen wir ein Phänomen, das bei gleichzeitiger, dichoptischer Darbietung verschiedener Muster auftritt, wenn ein Auge dort Konturen wahrnimmt, wo dem anderen Auge homogene Flächen geboten werden. Dieser Randeffekt entsteht beispielsweise bei dichoptischer Darbietung zweier heller Rechtecke auf dunklem Grund, wenn die Rechtecke so stark disparat sind, dass sie nicht mehr fusioniert werden können, aber noch eine Überlappungsbereich aufweisen. Der dichoptische Randeffekt (= Hof) erscheint dann als stabiler dunkler Bezirk an den Aussenkanten des Überlappungsbereiches (vgl. Abb. 5.2 und 5.1).

Abb. 5.1 Dichoptischer Randeffekt (hell) (nach HELMHOLTZ, 1867, S. 768). Das linke Auge (A_L) sieht einen senkrechten dunklen Balken auf hellem Grund, das rechte Auge (A_R) einen waagerechten Balken.

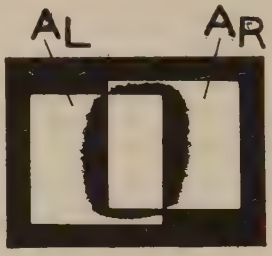


Abb. 5.2 Dichoptischer Randeffekt (dunkel) (nach MEYER, 1856, S. 81). Jedes Auge sieht ein helles Rechteck auf dunklem Grund.

Unserer Ansicht nach beruht der dichoptische Randeffekt auf binokularen Hemmungsvorgängen, die durch Konturen ausgelöst werden. Wir haben die Ausdehnung und Leuchtdichte-Abhängig-

keit des Randeffektes quantifiziert. Auf diese Weise erhielten wir Daten über die räumliche Organisation der binokularen Hemmung. Darüber hinaus diente der dichoptische Randeffekt zur Untersuchung der Disinhibition: dem Wegfall der binokularen Hemmung beispielsweise nach Fusion.

5.2 LITERATUR

Der Randeffekt war bereits v. HELMHOLTZ (1821-1894) bekannt; er beschreibt ihn in seinem 'Handbuch der Physiologischen Optik' (1867) folgendermassen: "Wenn nun in beiden Sehfeldern breitere schwarz und weisse Figuren vorkommen, deren Grenzlinien in dem gemeinsamen Sehfelde sich gegenseitig durchschneiden, so ergiebt sich im Allgemeinen die Regel, dass längs und in der Nähe jeder Grenzlinie dasjenige Sehfeld prädominirt, dem diese Grenzlinie angehört" (S. 768). HELMHOLTZ vermutete - gleich uns - einen Zusammenhang dieses Phänomens mit dem durch Konturen bedingten Wettstreit der Sehfelder (vgl. Abschnitt 3) (Beide hielt er für durch Lernen herausgebildete und durch die Aufmerksamkeit gesteuerte 'psychische Akte', worin wir ihm nur teilweise zustimmen können).
Der dichoptische Randeffekt ist bezüglich der Stärke seiner Ausprägung und seiner zeitlichen Stabilität bei weitem stärker als alle physiologischen Grenzkontraste (Anmerkung A 19). Seine räumliche Ausdehnung unterliegt Schwankungen; es treten dauernd kleine Oszillationen und manchmal grössere Verschiebungen auf. Der dichoptische Randeffekt wurde unseres Wissens bisher nicht quantitativ untersucht.

5.3 METHODIK

Der dichoptische Randeffekt wurde auf zwei grundsätzlich verschiedenen Versuchsapparaturen untersucht. Zum einen mit einer mikro-optischen Bank, ähnlich derjenigen von Abb. 3.1, bei der jedoch Glühlampen statt der Laser verwendet wurden. Die Leuchtdichte der Muster wurde systema-

tisch variiert; sie ist bei den jeweiligen Messreihen angegeben. Das Streulicht war geringer als 0,05%. (Die ortsfrequenzabhängige Ausdehnung des Randeffektes wurde auf der optischen Bank von 3.3.1 untersucht). Die zweite Versuchsapparatur bestand aus folgender Projektionsvorrichtung (Abb. 5.3):

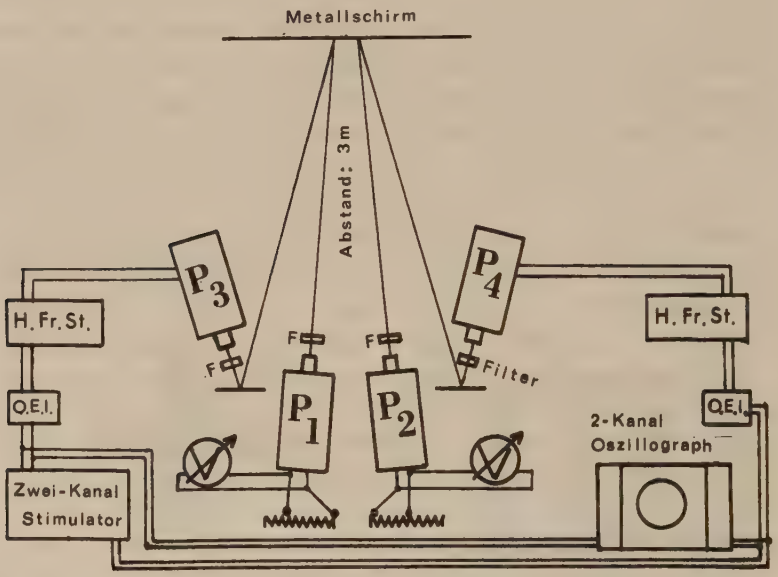


Abb. 5.3 Projektionsreizeinrichtung
P_1, P_2: Dia-Projektoren mit Xenon-Hochdrucklampen
P_3, P_4: Projektoren mit Halogenlampen
H.F.St.: Hochfrequenzsteuergerät (ZAK)
O.E.I.: Optoelektrische Isoliereinheit.

Die Muster wurden mittels polarisierten Lichtes, dessen Polarisationsebenen senkrecht aufeinander standen, auf einen Metallschirm projiziert und durch zwei um 90^{o} gegeneinander gedrehte Polarisationsfilter, die an einer Kopfstütze befestigt waren, betrachtet. Dadurch konnte jedes Auge nur ein Muster sehen.
Auf beiden Versuchsapparaturen wurde dem rechten Auge ein

Testfeld (t) (7 x 14° Sehwinkel) und dem linken Auge ein induzierendes Feld (i) (7 x 7°) dichoptisch dargeboten (Abb. 5.5). Dabei erscheint an der Aussenkante des induzierenden Feldes eine etwa 1° breite Dunkelzone wie auf Abb. 5.2 und 5.5 dargestellt: der dichoptische Randeffekt. Zur Stabilisierung des Wahrnehmungseindruckes wurden drei Seiten des induzierenden Feldes mit dem Testfeld fusioniert. Die Leuchtdichten der Muster sind in den jeweiligen Abschnitten angegeben. In dem vollständig abgedunkelten Versuchsraum lag die Raumbeleuchtung bei eingeschalteten Projektoren unter 0,05 Lux. Das Streulicht auf dem Projektionsschirm betrug weniger als 0,3% der Muster-Leuchtdichte.

Die Versuche wurden sowohl unter Verwendung eine binokularen Fixierpunktes als auch ohne Fixierpunkt für 'foveales Betrachten' durchgeführt.
Die Projektionseinrichtung erlaubte die Untersuchung des Zeitverhaltens der Phänomene (kurzdauernde Darbietung).

Sie kam den Verhältnissen beim Normalsehen näher als eine 'Maxwell-Sicht' (= mikro-optische Bank). Dagegen konnten hier nicht so hohe Kontraste erreicht werden. Die mit den verschiedenen Versuchseinrichtungen gewonnenen Ergebnisse waren äquivalent.
Insgesamt nahmen drei Versuchspersonen (1 weibliche, 2 männliche) an den Versuchen teil. Alle waren emmetrop und farbtüchtig. Alle hatten bereits zuvor an Wahrnehmungsexperimenten teilgenommen. Vor Beginn der Messungen wurden die Augen der Versuchsperson mindestens 15 Min. lang dunkeladaptiert. Die Abbildungen von 5.4.1 - 5.4.5 geben die Versuchsergebnisse einer V.P. (E.W.) an, von der die umfangreichsten Messungen vorliegen. Die beschriebenen Effekte konnten an anderen V.P.'s bestätigt werden.

.4 VERSUCHSERGEBNISSE

.4.1 Ausdehnung des dichoptischen Randeffektes

Ein binokulares Vergleichsfeld (Abb. 5.4: c) konnte auf einem dunklen Balken im Testfeld (5.4: t) verschoben wer-

den. Seine Leuchtdichte wurde an die subjektive Helligkeit des Randeffektes angeglichen und diese so quantifiziert. Die geringe Grösse des Vergleichsfeldes könnte aufgrund des Simultankontrastes einen systematischen Fehler der Messwerte und daher eine Verschiebung der Messkurve verursacht haben. Die Form der Kurve würde dadurch jedoch nicht verändert.
Abb. 5.4 zeigt den subjektiven Helligkeitseindruck des Randeffekts als Funktion des Abstandes von der induzierenden Kante. Messgrösse (Ordinate) war die Intensität des Messfeldes (L_c) (bezogen auf die Intensität des Testfeldes (L_t)).

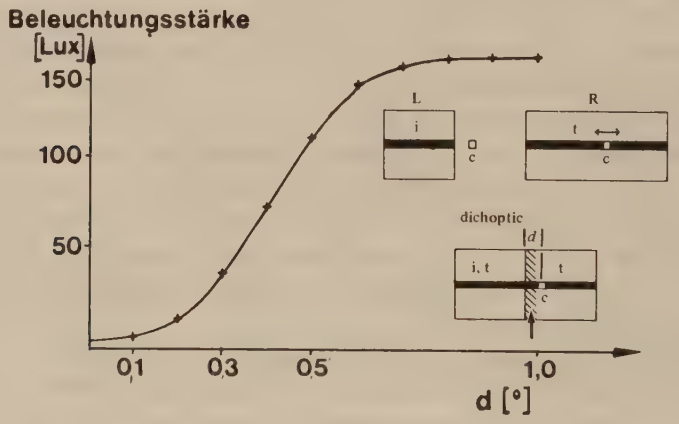


Abb. 5.4 Intensität des Randkontrastes in Abhängigkeit vom Abstand (d) zur induzierenden Kante. c = Vergleichsfeld, i = induzierendes Feld, t = Testfeld. (Aus: WELPE, v. SEELEN & FAHLE, 1980, verändert).

Die Ausdehnung des Effektes, gemessen in Sehwinkelgraden senkrecht zur Kante des induzierenden Feldes, ist unabhängig vom Betrachtungsabstand, d.h. das Phänomen unterliegt dem Emmertschen Gesetz.
Die Ausdehnung des dichoptischen Randeffektes ist abhängig von einer Anzahl verschiedener Parameter: Der Effekt nimmt

4^{o} lateral-extrafoveal knapp die doppelte Breite, 8^{o} extrafoveal etwa die dreifache und 15^{o} extrafoveal etwa die sechsfache Ausdehnung seiner fovealen Breite ein. Bei Drehung der Muster um 90^{o} entspricht die Ausdehnung des Effektes in vertikaler Richtung in etwa der angegebenen Breite in horizontaler Richtung (Anmerkung A 20).
Wird das induzierende Feld unscharf abgebildet, dann verringert sich die Ausdehnung des Randeffektes nicht deutlich. Der Kontrast des dunklen Hofes ist jedoch merklich geringer als bei scharfer Abbildung der induzierenden Kante.
Vor allem die zeitliche Stabilität des Phänomens ist bei unscharfer Darbietung herabgesetzt: Bei längerer Betrachtung (> 1 Min.) scheint der Hof stark auszubleichen und kann für längere Zeiten ganz verschwinden, was bei scharfer Abbildung nicht vorkommt.
Tiefpassfilterung (= Erzeugung unscharfer Muster durch Ortsfrequenzfilterung, vgl. Anmerkung A 5) und Hochpassfilterung (= Erzeugung eines 'Konturen-Musters') veränderten die Ausdehnung des Hofes nicht wesentlich.

.4.2 Ausprägung des Randeffektes in Abhängigkeit von den Leuchtdichten der Muster

Der dichoptische Randeffekt lässt sich über einen weiten Intensitätsbereich beider Felder (i, t) beobachten (Abb. 5.5), solange Intensität und Breite des induzierenden Feldes eine bestimmte Schwelle nicht unterschreiten.

Die 'Intensität' des Randkontrastes unmittelbar an der Kante des induzierenden Feldes wurde gemessen, indem ein Vergleichsfeld (v) auf gleiche Helligkeit mit dem Randeffekt abgeglichen wurde (Abb. 5.5).
Die Ausprägung des Hofes kann statt durch die Leuchtdichte des Vergleichsfeldes (L_v) auch durch den 'dichoptischen Kontrast' ausgedrückt werde, der zwischen dem Randeffekt im linken Auge und der Testfeldleuchtdichte (L_t) im rechten Auge besteht ($C = L_t - L_v/L_t + L_v$): Abb. 5.6.

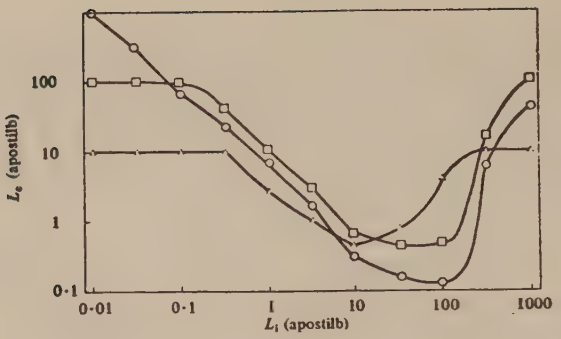


Abb. 5.5 'Dunkelheit' des dichoptischen Randeffektes in Abhängigkeit von der Leuchtdichte des induzierenden Feldes (i). Leuchtdichte des Testfeldes (t) = 10 (△), 100 (□) und 1000 (○) (apostilb). (Aus: WELPE, v. SEELEN & FAHLE, 1980).

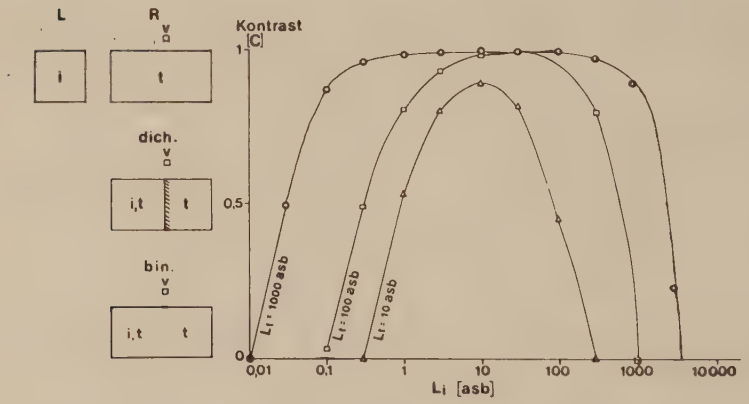


Abb. 5.6 Kontrast des dichoptischen Randeffektes in Abhängigkeit von den Leuchtdichten des induzierenden Feldes. L = Linkes Auge; R = Rechtes Auge; dich = dichoptischer Eindruck; bin = binokularer bzw. monokularer Eindruck bei Überlagerung beider Felder; i = induzierendes Feld; t = Testfeld; v = Vergleichsfeld; L_i = Leuchtdichte des induzierenden Feldes; L_t = Leuchtdichte des Testfeldes.

Man könnte den Kontrast als ein Mass für die dichoptische Unterdrückung auffassen: je vollständiger die Eliminierung des Testfeldes, desto mehr nähert sich der Kontrast dem Wert 1.
Der Abfall des Kontrastes nach höheren Leuchtdichten zu könnte auf dem Einfluss von Streulicht beruhen. Weitere Versuche lieferten jedoch starke Hinweise darauf, dass Streulicht nicht die Ursache ist (vgl. im Einzelnen: WELPE, v. SEELEN & FAHLE, 1980, § 3.2 und 3.3). Der Kontrastabfall könnte demnach auf Eigenschaften des neuronalen Systems beruhen, das den Randeffekt verursacht.
Wie in Abb. 5.6 dargestellt, ist die rechte Begrenzung des induzierenden Feldes für höhere Leuchtdichten des Testfeldes (L_t) bei binokularer oder monokularer Betrachtung der überlagerten Muster auf dem Projektionsschirm nicht mehr wahrnehmbar (bin). Dichoptisch dagegen bleiben die Kante und der von ihr erzeugte Kontrast auch bei wesentlich höheren Werten von L_t sichtbar, die Schwelle der Kantendetektion entspricht dichoptisch etwa derjenigen für monokulare Detektion (Anmerkung A 21).

5.4.3 Mindestleuchtdichtesprung an der induzierenden Kante

Ein Leuchtdichtesprung variierbarer Grösse wurde erzeugt, indem an das induzierende Feld (i) ein gleich grosses, ebenfalls vom linken Auge gesehenes Zusatzfeld (z) angefügt wurde. Die Grösse des Leuchtdichtesprunges an der induzierenden Kante konnte durch Variation der Leuchtdichte des Zusatzfeldes verändert werden. Der Leuchtdichtesprung ist durch das Verhältnis (R) der Leuchtdichte des induzierenden Feldes (L_i) und der des Zusatzfeldes (L_z) gekennzeichnet: $R = L_i / L_z$.
Wir haben die Leuchtdichte des Zusatzfeldes bestimmt, bei welcher der Randkontrast eben verschwindet. Das tritt ein, wenn bei konstanter Leuchtdichte des induzierenden Feldes die Leuchtdichte des vom gleichen Auge gesehenen Zusatzfeldes eine bestimmte Grösse erreicht, der Leuchtdichte-

sprung also zu klein wird. Der erforderliche Mindest-Leuchtdichtesprung ist von der Leuchtdichte des Testfeldes weitgehend unabhängig (Abb. 5.7), wird aber mit abnehmender Leuchtdichte des induzierenden Feldes kleiner.

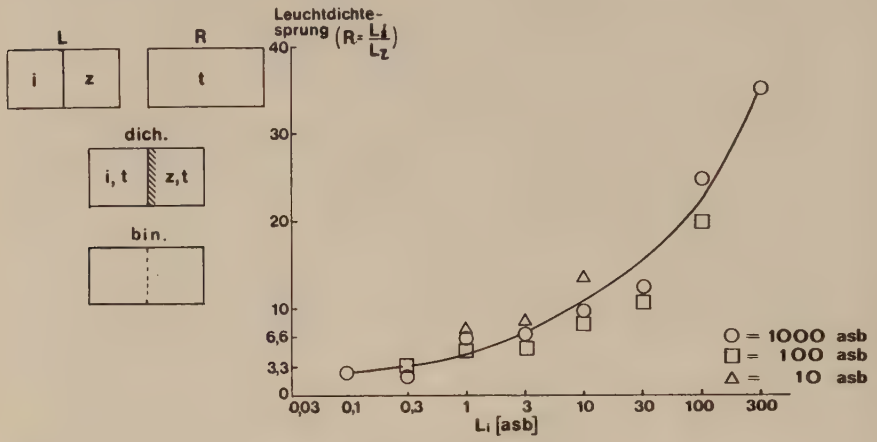


Abb. 5.7 Mindestleuchtdichtesprung zur Erzeugung des Randkontrastes. Jeder Kurvenpunkt ist Mittelwert aus 10 Einzelmessungen (nach WELPE, v. SEELEN & FAHLE, 1980).

Bei geringer Leuchtdichte des induzierenden Feldes wird der Randkontrast also bereits durch einen kleineren Leuchtdichtesprung hervorgerufen als bei hoher Leuchtdichte.

5.4.4 Verschwinden des Randeffektes: bei Kontur im contralateralen Auge

Wird dem rechten Auge ein Zusatzfeld geboten, das mit der induzierenden Kante im linken Auge fusioniert werden kann, dann verschwindet der Randeffekt, sobald der Leuchtdichtesprung zwischen Zusatzfeld (z) und induzierendem Feld (i) eine bestimmte Grösse erreicht. Abb. 5.8 zeigt die Grösse des Leuchtdichtesprunges (R) zwischen Zusatzfeld und Testfeld, bei dem das Randphänomen eben verschwindet, in Abhängigkeit von der Leuchtdichte des induzierenden Feldes

für drei Leuchtdichten des Testfeldes (△, □, ○).
Das dem Testfeld überlagerte Zusatzfeld war mit dem induzierenden Feld, mit dem es im binokularen Sehen fusioniert wurde, deckungsgleich.
Die Grösse des mindestens erforderlichen Leuchtdichtesprunges nimmt mit zunehmender Leuchtdichte des induzierenden Feldes zu, d.h. die Leuchtdichtesprünge beider Augen dürfen eine gewisse Differenz nicht überschreiten.

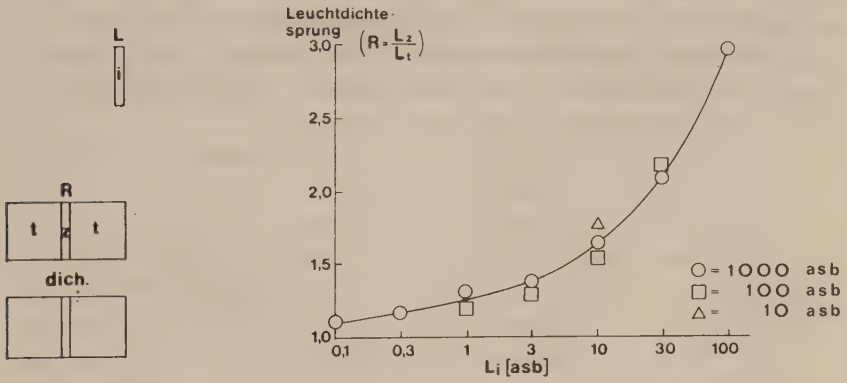


Abb. 5.8 Mindest-Leuchtdichtesprung, bei dem der Randeffekt verschwindet. Sechs Einzelmessungen pro Kurvenpunkt (aus: WELPE, v. SEELEN & FAHLE, 1980), Abkürzungen vgl. 5.4.

.4.5 Für das Verschwinden des Randeffektes erforderliche Breite des contralateralen Zusatzfeldes

Bietet man dem rechten Auge im Testfeld an der Kante zum induzierenden Feld ein Zusatzfeld variabler Breite, so verschwindet das Randphänomen. Das Verschwinden ist an das Verschmelzen der Kanten von Zusatzfeld und induzierendem Feld gekoppelt (Fusion).
Fusion ist also notwendig, aber nicht hinreichend für das Verschwinden des Randeffektes: Wir konnten den Randeffekt an einer Kante beobachten, die aufgrund der dichoptischen

Reizsituation vor der Leinwand zu schweben schien: Stereoskopischer Tiefeneindruck und dichoptischer Randeffekt bestanden zur gleichen Zeit (vgl. im einzelnen WELPE, v. SEELEN & FAHLE, 1980).
Die Verschmelzung der Konturen erfolgte ohne beobachtbare Zwischenstufen, wenn der Leuchtdichtesprung eine bestimmte Grösse erreicht hatte. Die für das Verschwinden des Randeffektes optimale Breite des Zusatzfeldes liegt bei einer Sehwinkelbreite von 0,07°. Abb. 5.9 zeigt die Grösse des Leuchtdichtesprungs (R) zwischen Zusatzfeld und Testfeld, bei der der Randeffekt eben verschwindet, in Abhängigkeit von der Breite (d) des Zusatzfeldes (für drei verschiedene Leuchtdichten des Testfeldes).

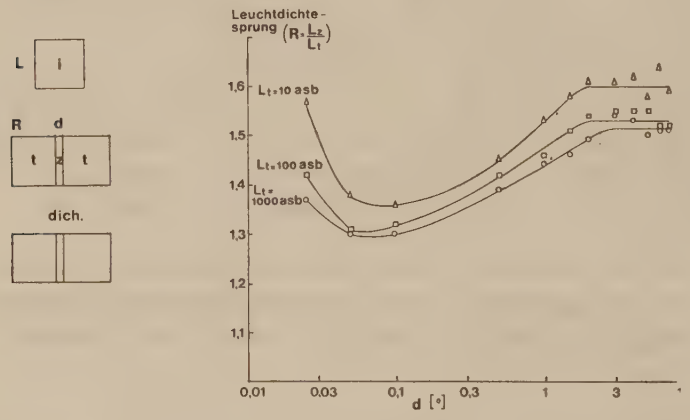


Abb. 5.9 Verschwinden des Randphänomens bei Darbietung verschieden breiter Zusatzfelder (aus: WELPE, v. SEELEN & FAHLE, 1980, verändert). d = Breite des Zusatzfeldes. Übrige Abkürzungen: vgl. Abb. 5.6.

Es wurde diejenige Leuchtdichte des Zusatzfeldes gemessen, bei der der Randeffekt eben verschwand.
Der Randeffekt kann nicht nur durch eine helle, sondern auch durch eine dunkle Linie oder Kante im Testfeld, die mit der induzierenden Kante fusioniert wird, zum Verschwin-

den gebracht werden!

.4.6 Farbiger Randeffekt

Ist das induzierende Feld farbig auf andersfarbigem Umfeld, dann kommt es zur Ausbildung farbiger Randeffekte beidseits der Trennungslinie zwischen induzierendem Feld und Zusatzfeld. Diese dichoptischen Randphänomene entsprechen in ihrer Ausdehnung dem dunklen Randeffekt. Sie lassen sich in beliebigen Farben mit beliebigen Filtern erzeugen. Das Auftreten der Effekte folgt in etwa den für den dunklen Randeffekt gemessenen Intensitätsabhängigkeiten (Anmerkung A 22).

.4.7 Aus Rauschmustern bestehender Randeffekt

Werden statt der Farben von Abschnitt 5.4.6 Liniengitter verschiedener Ausrichtung oder optische Rauschmuster (JULESZ, 1971, vgl. Abb. 5.11) in induzierendes Feld und Zusatzfeld projiziert und ist deren Helligkeit (1 asb) gering gegen diejenige des Testfeldes (100 asb) im anderen Auge, dann sind die Muster binokular nicht sichtbar. Dichoptisch dagegen werden beidseits im Bereich des Randkontrastes die Muster stabil sichtbar. Die in Abschnitt 5.4.6 beschriebene beidseitige Ausbildung des Kontrastes ist demnach kein an Farbe gebundener Effekt.

.4.8 Zeitverhältnisse

Zur Untersuchung des Randkontrastes bei nicht stationärer Musterdarbietung wurde die Reizkonfiguration von Abb. 5.2 verwendet. Überraschenderweise bewirkt intermittierende Projektion des induzierenden Feldes (Frequenz 1-15 Hz, Impulsbreite 10-50 msec, Tastverhältnis 1 : 1 bis 1: 20) keine wahrnehmbaren Veränderungen des Randkontrastes. Bei intermittierender Projektion des Testfeldes oder beider Muster (in-Phase oder gegen-Phase) wächst dagegen der Randkontrast bis auf die doppelte Breite an. Die optimale Fre-

quenz liegt bei etwa 20 Hz.

5.4.9 Nicht-retinale Muster und Randeffekt

Kognitive Muster

Wir verwendeten kognitive Muster - d.h. Muster, deren Grenzen nicht über die ganze Länge ihres Umfanges von physikalisch definierbaren Konturen gebildet werden - (vgl. GREGORY, 1972) als induzierendes Feld. Dabei konnten wir an den kognitiven, d.h. nicht durch Leuchtdichtesprünge gebildeten Kanten, keinen dem Randeffekt an Intensitätsübergängen vergleichbaren Effekt hervorrufen.

Folgende Muster wurden verwendet:

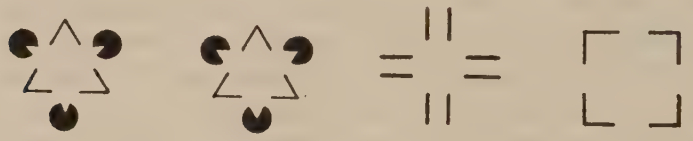


Abb. 5.10 Kognitive Muster

Stereoskopische Muster

Bei Verwendung von stereoskopischen Mustern (JULESZ, 1971, S. 21 f) (vgl. Anmerkung A 23) als induzierendes Feld und Benutzung des üblichen Testfeldes entsteht die Rechteckkante erst auf der neuronalen Ebene der Fusion.

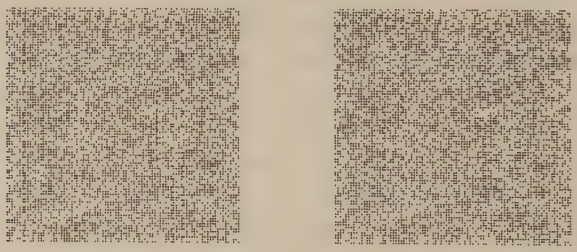


Abb. 5.11 'Stereoskopisches' Rechteck

Das Rechteck scheint vor dem Testfeld zu schweben. Erwartungsgemäss induziert es an seiner Kante keinen beobachtbaren (Rand)-Effekt.

Kinematographische Muster

Mehrere Muster mit optischem Rauschen, das in einem quadratischen Mittelteil bei allen Mustern identisch ist, rufen - bietet man sie monokular und binokular in schneller Folge dar - den Eindruck eines stabilen Quadrates inmitten von Rauschen hervor. Dieses Muster wird erst von corticalen Neuronen auf der Ebene der Geschwindigkeitsdetektion erkannt. Verwendet man ein solches Muster als induzierendes Feld und benutzt das übliche Testfeld, dann lässt sich kein an den Randkontrast erinnernder Effekt feststellen.

Abb. 5.12 Kinematographisches Muster

Rechtecke aus Geraden unterschiedlicher Ausrichtung und aus Geraden mit kleinstem 'Knick' (vernier acuity)

Wir haben weitere Muster erzeugt, bei denen Figur und Umfeld gleiche Leuchtdichte aufwiesen (Abb. 5.13). In einem der Muster unterscheidet sich die Ausrichtung der Linien um 90^{o}, in dem zweiten wird das innen liegende Quadrat durch kleinste Querversetzungen im Verlaufe der waagerech-

ten Linien gebildet. Die Grösse dieses 'Knickes' kann erheblich unter einer Sehwinkelminute liegen, d.h. unterhalb der normalen (retinalen) Auflösungsgrenze. Auch bei Versuchen mit diesen Mustern zeichneten sich die Kanten der Rechtecke nicht in irgendeiner Weise 'hoferzeugend' aus.

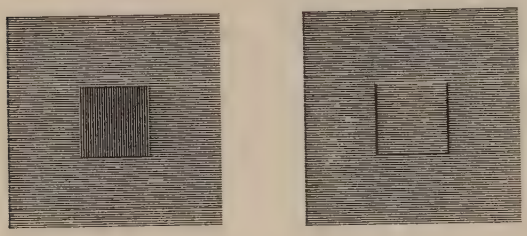


Abb. 5.13 'Nicht-retinale' Strichmuster

Alle Muster, deren Umgrenzung von der Retina noch nicht festgestellt werden kann, sind unseren Versuchsergebnissen zufolge nicht in der Lage, einen 'dichoptischen' Randeffekt zu erzeugen.
Ein Randeffekt lässt sich nur hervorrufen durch Kanten, die durch Leuchtdichte- oder Wellenlänge-Sprünge gebildet werden.

5.5 INTERPRETATION DER VERSUCHSERGEBNISSE

Der dichoptische Randeffekt dürfte - ebenso wie binokularer Wettstreit und das Löschphänomen - auf inhibitorischen Einflüssen beruhen, die nicht fusionierbare Muster beider Augen aufeinander ausüben.
Das Phänomen bedarf zu seiner Ausbildung bestimmter Mindestleuchtdichten: sowohl im Auge, das die (induzierende) Kontur wahrnimmt als auch im Auge der Gegenseite. Mit wach-

sendem Leuchtdichteunterschied zwischen (induzierendem) Muster und Umfeld ist der dichoptische Randeffekt stärker ausgeprägt, um bei sehr hohen Kontrasten überraschenderweise wieder abzunehmen. Die Ausdehnung des dichoptischen Randkontrastes entspricht mit 1^{o} Sehwinkel etwa der Hälfte des in 6.4 gemessenen Abstandes, über den hinweg sich Konturen beider Augen deutlich hemmen, und der in 4.4 bestimmten Ausdehnung des Löschphänomens (bei parafovealer Betrachtung).

Ebenso wie die Ausdehnung des (dynamischen) Löschfeldes (4.4) ist die Ausdehnung des (statischen) Randeffektes kaum von der Abbildungsschärfe und dem Ortsfrequenzgehalt der Muster abhängig.

Der dichoptische Randeffekt kann nur von Konturen ausgelöst werden, die durch Übergänge zwischen verschiedenen Leuchtdichten oder Wellenlängen gebildet werden, er scheint relativ 'peripher' im visuellen Cortex zu entstehen. Das Randphänomen verschwindet, wenn der induzierenden Kante in einem Auge eine Kontur im anderen Auge entspricht und beide miteinander fusioniert werden können, solange beide Konturen ausreichend kontrastreich sind. Ein dichoptischer Randeffekt kann aber auch durch eine induzierende Kante ausgelöst werden, die gleichzeitig einen (stereoskopischen) Tiefeneindruck vermittelt. Die optimale Breite der für die Fusion verwendeten Zusatzkontur liegt bei $0{,}07^{o}$ Sehwinkel, was für eine besondere Bedeutung höherer Ortsfrequenzen spricht.

Irritierend ist allerdings, dass der dichoptische Randeffekt erst <u>im</u> visuellen System entsteht, was deshalb 'ins Auge fällt', weil der dichoptisch gesehene Dunkelbereich bei binokularer Betrachtung <u>nicht</u> auftritt und wir gewohnt sind, letztere Art des Sehens für die richtige, d.h. den Dingen der Aussenwelt adäquate zu halten.

Doch sollte das nur auf den ersten Blick stören: Unter anderem die Wahrnehmungstäuschungen zeigen, dass auch das sogenannte 'normale' Sehen uns die Objekte der Welt nicht so zeigt, wie sie 'wirklich' sind, sondern wie unser visu-

elles System sie wahrzunehmen vermag. Sodass binokulare und dichoptische Reizung prinzipiell gleichberechtigte Verarbeitungsbedingungen für das visuelle System darstellen.

Demnach kann die psychophysische Untersuchung dieses nur dichoptisch wahrnehmbaren Hofes ebenso zu Erkenntnissen über unser Sehsystem führen wie die Vermessung eines Reiz-Empfindungs-Zusammenhangs unter binokularen Versuchsbedingungen.

6 DICHOPTISCHE SUPPRESSION

6.1 DEFINITION

Wird auf einer Netzhaut das Bild einer Kontur dort entworfen, wo im anderen Auge eine homogene Fläche abgebildet ist, so wird die Kontur wahrgenommen (vgl. 3.4.4). Bietet man beiden Augen nicht fusionierbare, etwa gleich konturreiche Muster, dann werden diese abwechselnd wahrgenommen (vgl. 3.4.1).
Bestimmte Muster sind in der Lage, andere Muster im contralateralen Auge (mehr oder weniger) andauernd zu unterdrükken. Diesen Effekt wollen wir als 'dichoptische Suppression' bezeichnen. Wir gehen davon aus, dass die dichoptische Suppression auf den gleichen neuronalen Mechanismen beruht wie der binokulare Wettstreit, das Löschphänomen und der dichoptische Randeffekt. Daher eignet sich der Effekt unserer Ansicht nach zur Untersuchung der räumlichen Ausdehnung binokularer Hemmungsmechanismen, besonders ihrer Abhängigkeit vom Ortsfrequenzgehalt (vgl. Anmerkung A 5) der verwendeten Muster.

6.2 LITERATUR

KAUFMAN (1963) war der Einzige, der unseres Wissens Experimente zur räumlichen Ausdehnung der dichoptischen Hemmung durchführte. Er bot einem Auge eine Linie und korrespondierenden Arealen des Auges der Gegenseite zwei dazu senkrechte Parallelen, sodass sich zwei (dichoptische) Kreuzungsstellen ergaben (vgl. Abb. 6.2). Bei dichoptischer Beleuchtung wurde die einzelne Linie in dem Abschnitt zwischen ihren Schnittpunkten mit den Parallelen zeitweise unterdrückt. Die Zeitspanne war abhängig vom Abstand der Parallelen voneinander. Der wirksamste Abstand für vertikale Parallelen betrug 15' Sehwinkel. Bei grösserer Distanz der Linien voneinander nahm die Zeit, während derer der kreuzende Linienabschnitt unterdrückt wurde, mit dem Abstand

ab (vgl. Abb. 6.1).

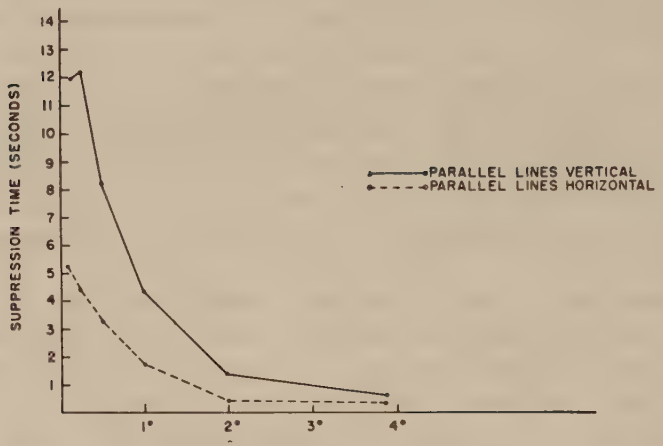


Abb. 6.1 Durchschnittliche Unterdrückungszeit des Einzelbalkens als Funktion des Abstandes der gleichorientierten Balken im contralateralen Auge (Aus: KAUFMAN, 1963 , S. 406).

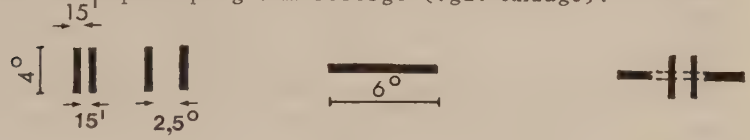
Die Ausdehnung der so gemessenen Hemmung entspricht mit ca. 1-2° Sehwinkel in etwa der von uns (vgl. 5.4.1) gemessenen Ausdehnung des dichoptischen Randkontrastes.

6.3 METHODIK

Die Versuche wurden auf der in 3.3 beschriebenen optischen Bank ausgeführt. Leuchtdichte, Ortsfrequenzfilterung und Mustergrösse entsprachen weitgehend den dort angegebenen Werten. Lediglich der Spalt aus dem linken Strahlengang wurde durch einen Doppelspalt ersetzt. Der Doppelspalt bestand aus zwei 15' breiten und 4° langen Streifen variablen Abstandes. Der dazu senkrecht orientierte Balken des rechten Auges war 6° lang (in Abb. 6.2 teilweise gestrichelt gezeichnet).
Jeder Versuch bestand aus acht Einzelmessungen von zweiminütiger Dauer. Zwischen die Einzelmessungen waren dreimi-

nütige Pausen eingeschaltet. Insgesamt nahmen vier Versuchspersonen an der Experimenten teil (zwei weibliche, 2 männliche). Dreien von ihnen war der Zweck der Versuche unbekannt. Alle waren normalsichtig. Drei der Versuchspersonen hatten zuvor an den Wettstreit-Experimenten teilgenommen.

Wir verwendeten keine Fixierpunkte. Die Versuchspersonen erhielten die Anweisung, den waagerechten Balken in der Mitte zwischen den senkrechten Streifen zu beobachten. Solange der Einzelbalken dort sichtbar war, sollten sie einen Druckschalter betätigen, was im Computer des Institutes registriert wurde. Die Berechnung von Dominanzzeiten, Dominanzverhältnis, Wechselfrequenz und Standardabweichung und die grafische Darstellung der Ergebnisse wurde von einem Computerprogramm besorgt (vgl. Anlage).



linkes Auge rechtes Auge dichoptisch

Abb. 6.2 Muster zur Untersuchung der Suppression

6.4 VERSUCHSERGEBNISSE

6.4.1 Einfluss von Tiefpassfilterung auf die Ausdehnung der binokularen Inhibition

Der Abstand der beiden senkrechten Balken (Abb. 6.2) wurde schrittweise vergrössert und für jeden Abstand während einer zweiminütigen Messung die Zeitdauer registriert, während derer der waagerechte Balken sichtbar war. Die Abbildungsschärfe des Doppelspaltes (der dem linken Auge dargeboten wurde) war für verschiedene Messreihen unterschiedlich. Während der ersten Messreihe (vgl. Abb. 6.3, ■-■) waren die Balken scharf abgebildet (keine Ortsfrequenzfilterung). Bei den folgenden Versuchen unterzogen wir den Doppelspalt einer Tiefpassfilterung im Ortsbereich (vgl. Anmerkung A 5) mit einer oberen Grenzfrequenz von 2,4

(●-●), 1,4 (▲-▲) und 0,4 (◆-◆) Schwingungen/Sehwinkelgrad. Der durch die Filterung bedingte Leuchtdichteabfall wurde ausgeglichen (vgl. Anmerkung A 11). Abb. 6.3 zeigt die Ergebnisse für eine Versuchsperson (M.F.).
Mit zunehmender 'Öffnung' des Doppelspaltes, - d.h. mit zunehmendem Abstand seiner beiden Komponenten voneinander - ist das waagerechte Muster im Zwischenraum länger sichtbar. Das Dominanzverhältnis (waagrecht/senkrecht) steigt deshalb an (Abb. 6.3).

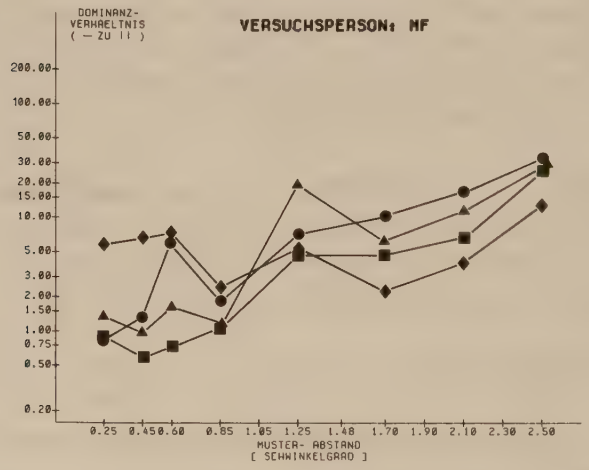


Abb. 6.3 Dominanzverhältnis von Einzelbalken zu Doppelspalt in Abhängigkeit vom Zwischenraum zwischen den beiden Balken des Doppelspaltes. 4 Messreihen für verschiedene Unschärfen des Doppelmusters: obere Grenzfrequenz 57,6 (■-■), 2,4 (●-●), 1,4 (▲-▲) und 0,4 (◆-◆) Schwingungen/Sehwinkelgrad. Versuchsperson: M.F..

Erscheint der Doppelspalt aufgrund einer Tiefpassfilterung unscharf, dann ist der waagerechte Balken länger sichtbar (nicht dargestellt), und das Dominanzverhältnis: Waagerecht/Senkrecht steigt. Die Anfangswerte der Kurven sind

nach oben verschoben (■ ⟶ ● ⟶ ▲ ⟶ ◆).
Auch das Wechselverhältnis zwischen zwei gekreuzten Einzelbalken verschiebt sich - wenn man eines der Muster tiefpassfiltert - zugunsten des scharf abgebildeten Balkens (vgl. 3.4.1). Die bei dem Doppelspalt aufgetretene Verschiebung gleicht in etwa der Verschiebung des Wechselverhältnisses von Einzelbalken - jedenfalls solange die Doppelbalken nahe beieinanderliegen (Abstand: 0,25 bis 0,6 Sehwinkelgrad). Für grössere Abstände wird das Dominanzverhältnis dagegen weniger von der Ortsfrequenzfilterung beeinflusst: Die Kurvenzüge liegen näher zusammen und es zeigt sich keine gerichtete Veränderung mit zunehmender Frequenzfilterung.

Die Anzahl der Sichtbarkeitsphasen jedes der Muster (= Wechselfrequenz) sank in der Regel mit zunehmendem Balkenabstand (nicht dargestellt).
Bei einer zweiten Versuchsperson (M.W.) war der Einfluss sowohl von Muster-Abstand als auch von Ortsfrequenzfilterung weniger stark ausgeprägt (Abb. 6.4).

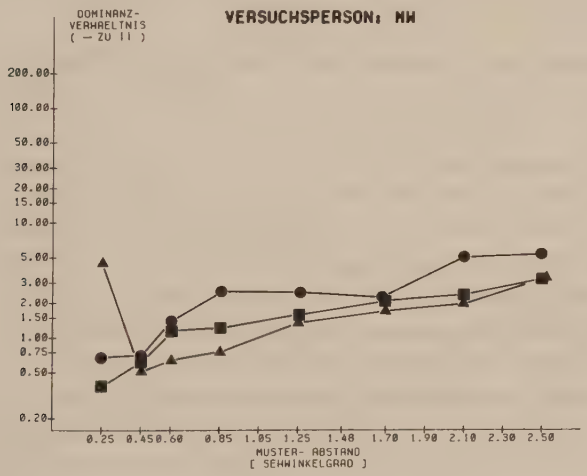


Abb. 6.4 Dominanzverhältnis als Funktion des Muster-Abstandes. 3 Messreihen für folgende obere Grenzfrequenzen im Bild des Doppelspaltes: 57,6 (■-■), 2,4 (●-●) und 0,4 (▲-▲). Versuchsperson: M.W..

Eine weitere Versuchsperson zeigte ähnliche Messergebnisse. Bei der vierten V.P. verschob sich das Dominanzverhältnis erst für Muster-Abstände über 3^{o} zugunsten des waagerechten Balkens.
Um auszuschliessen, dass die unterschiedlichen Kurvenverläufe bei verschiedenen Unschärfen auf Tagesschwankungen beruhen, führten wir Versuche durch, bei denen der Musterabstand konstant blieb, während sich die Frequenzfilterung änderte. Die Ergebnisse entsprechen den oben dargestellten Befunden; d.h. Tiefpassfilterung beeinflusst das Dominanzverhältnis - zumindest bei geringem Musterabstand. Die Interpretation dieser Befunde ist jedoch schwierig, da das Bild der Balken durch die Tiefpassfilterung unscharf wird, was zu einer 'Verbreiterung' der Balken führt - sich also gleichzeitig eine zweite Variable: der Muster-Abstand ändert. Der Einfluss der Verringerung des Muster-Abstandes fällt hauptsächlich bei geringem Abstand ins Gewicht, für grössere Entfernungen zwischen den beiden senkrechten Mustern kann er mehr und mehr vernachlässigt werden.

6.4.2 Einfluss von Hochpassfilterung auf die Weite der binokularen Hemmung

Die Versuche entsprechen den im letzten Abschnitt geschilderten Experimenten. An die Stelle einer Tiefpassfilterung trat diesmal jedoch ein Hochpassfilterung (= 'Konturenbetonung', vgl. Abb. 3.3 und Anmerkung A 5). Die erste Messreihe ist identisch mit der ersten Messreihe aus 6.4.1 (■-■). Bei den folgenden Versuchsreihen lag die untere Grenzfrequenz bei 2,8 (●-●), 11,5 (▲-▲), 23,0 (▼-▼) und 36,8 (◆-◆) Schwingungen/Sehwinkelgrad. Die obere Grenzfrequenz betrug bei allen Messreihen 60 Schwingungen/Grad.
Wenn der Abstand der senkrechten Balken voneinander zunimmt, dann ist das waagerechte Muster zwischen ihnen länger sichtbar, und das Dominanzverhältnis verschiebt sich zu seinen Gunsten (Abb. 6.5).

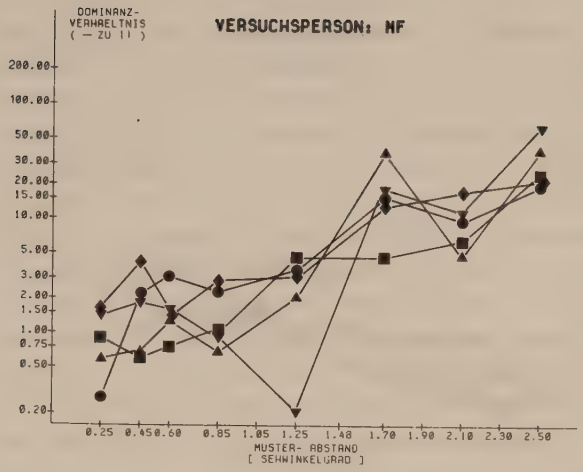


Abb. 6.5 Einfluss des Muster-Abstandes auf das Dominanzverhältnis: Einzel-/Doppelbalken. Fünf Messreihen mit unterschiedlicher unterer Grenzfrequenz (vgl. Text).

Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Tiefpassfilterung findet sich bei der Hochpassfilterung keine eindeutige Verschiebung der Kurvenzüge nach oben oder unten. Die Ausdehnung der Inhibition, die von hohen Ortsfrequenzen ausgeübt wird, ähnelt demnach weitgehend derjenigen von ungefilterten Mustern.
Abb. 6.6 stellt die Ergebnisse einer zweiten Versuchsperson dar.
Zur Kontrolle dienten wiederum Messungen, bei denen für konstanten Musterabstand die untere Grenzfrequenz verändert wurde. Diese Versuche bestätigten, dass Hochpassfilterung bei gegebenem Abstand nur einen geringen Einfluss auf das Dominanzverhältnis ausübt.
Erste Versuche zeigten, dass die Ausdehnung der dichoptischen Suppression bei waagerechter oder schräger Ausrichtung des Doppelspaltes etwa gleich gross ist wie bei senkrechter Orientierung.

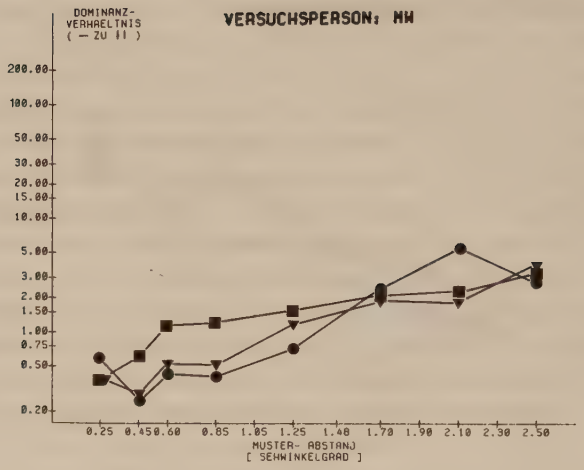


Abb. 6.6 Dominanzverhältnis als Funktion des Abstandes zwischen den Balken des Doppelmusters. Drei Messreihen mit unterschiedlicher unterer Grenzfrequenz: 2,8 (■-■), 11,5 (●-●) und 23,0 (▼-▼) Schwingungen/ Sehwinkelgrad.

6.5 INTERPRETATION DER VERSUCHSERGEBNISSE

Wir fanden, dass die Stärke der dichoptischen Suppression mit dem Abstand von der unterdrückenden Kontur abnimmt: Je weiter die beiden parallelen Komponenten des Doppelspaltes voneinander entfernt waren, desto länger wurde der dazu senkrechte Balken des contralateralen Auges wahrgenommen. Die Suppressionswirkung erstreckt sich über mehr als einen Sehwinkelgrad. Dieser Befund deckt sich mit den Ergebnissen von KAUFMAN (1963) (s.o.). Er entspricht auch Experimenten von ROELOFS und ZEEMAN (1919), die fanden, dass beim binokularen Wettstreit ein Muster, auf das man fixiert, längere Zeit sichtbar ist als ein anderes, das parafoveal abgebildet wird (loc. cit., S. 86/87).

Die Ausdehnung der Inhibition änderte sich nicht erheblich, wenn eines der Muster tiefpassgefiltert (= unscharf abgebildet) wurde. Das Wechselverhältnis blieb etwa konstant. Durch Tiefpassfilterung scheint vor allem das Zentrum der binokularen Inhibition vermindert zu werden, mit wachsendem 'binokularen Musterabstand' wirkt sich die Tiefpassfilterung weniger stark aus.
Auch hochpassgefilterte (= 'konturenbetonte') Doppelspalte hemmen den contralateralen Balken über etwa gleich grosse Abstände hinweg wie das ungefilterte Muster tun.
Die Ergebnisse zur dichoptischen Suppression weisen darauf hin, dass die verschiedenen Ortsfrequenzkanäle (vgl. Anmerkung A 4) etwa gleich weitreichende Hemmungen auf das contralaterale Gesichtsfeld ausüben können. Das deckt sich mit den Befunden bei der Untersuchung des dichoptischen Randeffekts (§ 5.4.1) und der Ausdehnung der Löschfelder (§ 4.4) für Muster verschiedener Ortsfrequenzzusammensetzung.

7 KONTURENKOMBINATION

7.1 DEFINITION

Bereits die Versuche zum dichoptischen Randeffekt und zur dichoptischen Suppression zeigten, dass das wahrgenommene binokulare Gesichtsfeld mosaikartig aus Bereichen zusammengesetzt werden kann, in denen die Bilder beider Augen miteinander fusioniert sind, und anderen, in denen nur Musterbestandteile eines der Augen wahrgenommen werden.
Wir beschreiben im folgenden erste, zum Teil qualitative Versuche, die Hinweise darauf geben, wie scharfe Muster eines Auges und unscharfe Muster des anderen Auges miteinander kombiniert (= fusioniert?) werden und welcher binokulare Wahrnehmungseindruck entsteht (7.4.1).
Daneben haben wir die Ausdehnung der 'Elementareinheiten' untersucht, d.h. die Mindestgrösse der Gesichtsfeldteile beider Augen, die miteinander kombiniert werden können.
Ist der binokulare Wahrnehmungseindruck mosaikartig aus den Bildern beider Augen zusammengesetzt, dann geht es bei diesen Versuchen (§ 7.4.2 & 7.4.3) gewissermassen um die Grösse der Mosaiksteinchen (= Kombinations-Einheiten).

7.2 LITERATUR

7.2.1 Die von Konturen ausgeübte Suppression homogener Flächen (= Konturendominanz) und die daraus resultierende gleichzeitige Wahrnehmung verschiedener Konturen aus beiden Augen wurde schon in verschiedenen Wahrnehmungsexperimenten demonstriert.
Bereits MEYER (1856) berichtet einen entsprechenden Versuch: "Man nimmt zwei gleiche, innen geschwärzte Pappdeckelröhren ..., die eine von beiden lässt man an beiden Enden offen, die zweite dagegen bleibt nur an ihrem Okularende offen, an dem anderen Ende wird sie durch eine ebenfalls geschwärzte Platte geschlossen, in deren Mittelpunkt sich eine kleine Oeffnung von circa 2 Mm. Durchmesser be-

findet .... Blickt man nun in diesen Apparat hinein und bringt die beiden durch denselben gegebenen Gesichtsfelder zum Decken, so sieht man nicht, wie man es erwarten sollte, einen kleinen Fleck in einem Felde von Halbschatten, sondern man sieht einen hellen Fleck unmittelbar umgeben von einem gesättigten dunklen Rande, welcher gegen die Peripherie des Gesichtsfeldes hin allmählig in Halbschatten übergeht" (MEYER, 1856, S. 77-78). Hier dominiert also diejenige Farbe, die am Aussenrand der Öffnung liegt. Der dunkle Rand entspricht dem von uns untersuchten dichoptischen Randeffekt (vgl. § 5). MEYER führte das Phänomen auf eine "ungleiche Betheiligung der beiden einzelnen Gesichtsfelder an der Bildung des gemeinschaftlichen Gesichtsfeldes" (S. 80) zurück. Wie HELMHOLTZ glaubte er, dass diese Prädominanz bestimmter Teile des Gesichtsfeldes durch psychische Faktoren (wie Aufmerksamkeit) bedingt sei.

BRÜCKE (1851, S. 455) interpretierte den Meyerschen Versuch als eine Art zentralen Adaptationsvorgang in der Umgebung von Konturen.

HELMHOLTZ (1867, S. 744) berichtet über einen ähnlichen Versuch von ROGERS (1860): Blickt man mit einem Auge durch eine schwarze Röhre (ø = 5 cm) auf einen Hintergrund, der dem anderen Auge durch ein grösseres schwarzes Papier verdeckt ist, dann hat man den Eindruck, als sähe man durch ein Papier mit einer Öffnung.

Auch WUNDT beschäftigte sich mit der Konturendominanz: "Es zeigt sich überall, dass die Contouren nicht blos die Neigung haben, selber im Sammelbilde in ihrer eigenen Farbe hervorzutreten, sondern dass sie diesen Einfluss auch auf ihre unmittelbare Umgebung übertragen" (1862, S. 338). WUNDT bezeichnete den Effekt als 'Randkontrast', widersprach aber ausdrücklich der Ansicht, "es sei der Contrast mit dem Grund, der die ganze Erscheinung bedinge" (S. 344). Seine Interpretation des Effektes als eine Art 'Spiegel-Täuschung' kann heute wohl nur noch historisches Interesse beanspruchen.

Im folgenden befassten sich u.a. WELCKER, VOLKMANN, MEISSNER

und FUNKE mit Phänomenen der Konturendominanz. Sie alle (BRÜCKE vielleicht ausgenommen) fassten den Effekt als durch die Aufmerksamkeit bedingt auf.

7.2.2 Dagegen wandte sich PANUM: In seinen 'Physiologischen Untersuchungen über das Sehen mit zwei Augen' (1858) wollte er "die Eroberung eines bisher gewöhnlich der Psychologie vindicierten Terrains für die Physiologie" (1858, S. 2) leisten, indem er die Dominanz der Konturen auf sinnesphysiologische Tatsachen zurückführte (loc. cit., S. 30/31 & 38-43).

Denn er hielt die psychologischen Erklärungen der in Frage stehenden Effekte zwar für bequem, aber unzutreffend und unfruchtbar. Und in der Tat wäre diesen Auffassungen zu Folge "die Ausfüllung des gemeinschaftlichen Gesichtsfeldes ... fast ein rein geistiger Act" (loc. cit., S. 12).

PANUM fasste seine Ansichten über Konturendominanz und Grenzkontrast folgendermassen zusammen: "Es dürfte aus allen diesen Thatsachen gefolgert werden können, dass die Contouren, welche auf einer Retina abgebildet werden, an sich das Centralorgan des Sehens, im Gehirn, viel stärker erregen, als eine gleichmässige, wenn auch viel lebhaftere Grundfärbung, dass aber auch die Empfindung der der Contour zunächst anliegenden Grundfärbung viel lebhafter ist, als die Empfindung der von den Contouren weiter abliegenden Grundfärbung. Dies gilt ... auch vom Sehen mit einem Auge" (loc. cit., S. 32) (Anmerkung A 24).

Wir sind gleicher Ansicht.

PANUM stellte ausserdem fest, dass man bei stark disparaten stereoskopischen Bildern Doppelbilder entdeckt, wenn man die Aufmerksamkeit auf sie lenkt. Dagegen kann man für geringfügig disparate Bildbestandteile trotz Aufmerksamkeit keine Doppelbilder entdecken. Das führte er darauf zurück, "dass jeder empfindende Netzhaut<u>punkt</u> des einen Auges einen correspondirenden Empfindungs<u>kreis</u> im anderen Auge hat, der mit jenem zusammen eine einheitlich Empfindung vermittelt" (loc. cit., S. 94) (vgl. oben 1.4).

Auch für das Dominieren der Konturen bei der Ausfüllung des

Gesichtsfeldes will PANUM nicht die Aufmerksamkeit verantwortlich machen; die Prädominanz "... entsteht weder wesentlich aus irgendwelchen psychischen Ursachen, Aufmerksamkeit, Phantasie oder dergleichen, noch durch eine besondere Scheu vor Doppelbildern, noch durch eine abwechselnde Erlahmung der beiden Netzhäute in ihrer Totalität, sondern durch ganz eigentümliche Empfindungsweisen oder Sinnesenergien, welche aus der gleichzeitigen Einwirkung der Erregung einander entsprechender Stellen der Netzhäute auf das Centralorgan des Sehens (im Gehirn) hervorgehen" (loc. cit., S. 93/94).
Gleicher Ansicht war FECHNER (Anmerkung A 25). Auch er stellte die Dominanz der Konturen und ihrer Umfelder fest (1861, S. 383 f.). FECHNER sah wesentliche Ähnlichkeiten zwischen Konturendominanz und binokularem Wettstreit, er subsumierte beide unter dem Begriff: 'Präponderanzphänomene'.
Auch HERING widmete einen Paragraphen seiner 'Beiträge zur Physiologie' (1864) dem 'Wettstreit der Netzhäute' und dem 'Dominieren der Contouren' (1864, § 122).
Er mass der Konturen-Dominanz grosse Bedeutung bei: "Das doppeläugige Tiefensehen, d.h. das sogenannte stereoskopische Sehen ist nur möglich durch den Wettstreit der Netzhäute und den Sieg der Contouren" (loc. cit., S. 315).
Neuerdings erwähnt METZGER, dass bei dichoptischer Reizung "mindestens in nächster Nähe der Grenzen dauernd die Farben des unterteilten Feldes zu sehen sind" (1953, S. 248), ohne auf die möglichen Ursachen dieses Effektes einzugehen.
Und im 'Handbuch der Psychologie' (1966) schreibt DRÖSLER lakonisch: "Die Identifikation der Mechanismen, die eine Vereinigung der Netzhautbilder zu einem einzigen Eindruck mit Tiefenwirkung vornehmen, oder auch nur eine funktionelle Beschreibung ihrer Wirkungsweise steht noch aus" (S. 611).

.3 METHODIK

Die Muster zur Konturenkombination von § 7.4.1 und 7.4.2 wurden dichoptisch mit dem in 4.3 beschriebenen Phasendifferenz-Haploskop dargeboten. Leuchtdichten und Abstände

entsprachen den in 4.3.1 angegebenen Werten. Für die Versuche von 7.4.3 wurden die Muster beider Augen aus jeweils zwei Dias zusammengesetzt. Das erforderte die Verwendung von vier Projektoren: je einer für die scharfen und unscharfen Musteranteile jedes Auges. Die Unschärfe konnte deshalb durch Defocussieren erreicht werden und war in ihrem Ausmass beliebig variierbar. Die Strahlengänge beider Augen wurden durch Polfilter vor der Projektoren und vor beiden Augen getrennt, ähnlich wie im Versuchsaufbau von Abb. 5.3.

Die verwendeten Reizmuster werden in den relevanten Abschnitten beschrieben.

An jedem der im folgenden beschriebenen qualitativen Experimente nahmen mindestens drei Versuchspersonen teil. Mindestens zwei von ihnen waren naiv bezüglich des Zwecks der Experimente. Die Versuchspersonen erhielten keine besonderen Anweisungen, sie konnten die Muster für beliebige Zeiten betrachten. Danach wurden sie nach ihrem Wahrnehmungseindruck befragt.

7.4 VERSUCHSERGEBNISSE

7.4.1 Kombination von Konturen

Uns interessierte, ob bei der Kombination von Konturen aus beiden Augen fokussierte Muster tatsächlich aufgrund ihrer Abbildungsschärfe (= Kontraststeilheit = hohe Ortsfrequenzen) über unscharfe Bilder dominieren. Dazu stellten wir Dias mit verschiedenen Mustern her, die in Abb. 7.1 wiedergegeben sind.

Die Muster nahmen insgesamt etwa 10 x 6^{o} Sehwinkel ein, die Breite der scharf abgebildeten Streifen betrug $0{,}2^{o}$ (a,d), die der sinusförmigen Hell-Dunkel Übergänge ebenfalls $0{,}2^{o}$ (b,e) bzw. 0,5 (c,f). Jeweils ein rechteck- und ein sinusförmiger Übergang lagen übereinander.

Bei der Kombination von senkrechten Balken (a) eines Auges mit unscharfen Balken geringerer Breite (b) des anderen Auges, beherrschen die scharf abgebildeten Striche den Wahr-

nehmungseindruck (vgl. auch den Wahrnehmungseindruck bei einseitiger Ametropie). Die Prädominanz wird deutlicher, wenn man die beiden Muster verschiedenfarbig projiziert: Es herrscht jeweils die Farbe des abgebildeten Musters vor (vgl. HARMS, 1938; HERZAU, 1976).
Das unscharfe Muster erscheint teilweise als eine Art Hof um jeden der scharfen Balken herum.

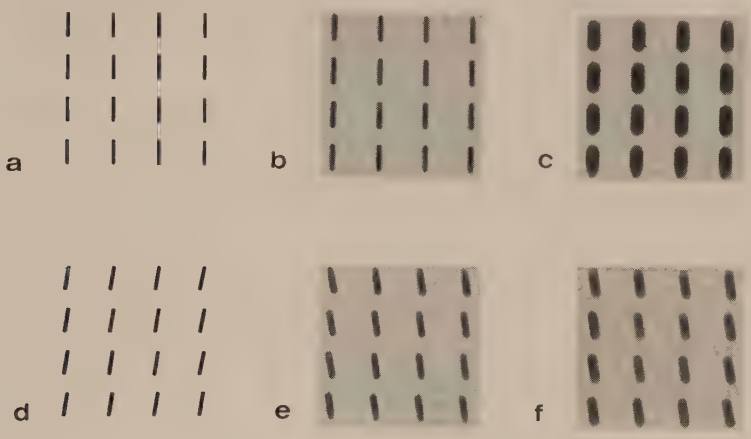


Abb. 7.1 Muster zur Untersuchung der Konturenkombination (Besonders die unscharfen Grenzen werden durch den fotografischen Prozess verändert).

Wir haben verschiedene Farbkombinationen (rot/grün; grün/rot; rot/gelb; gelb/rot) verwendet und die Muster beider Augen vertauscht. Immer prädominieren die scharfen Muster (und ihre Farbe).
Ausser von der Abbildungsschärfe hängt es auch stark von den Leuchtdichten der Muster ab, welches von ihnen vorherrscht.
Bei manchen Versuchspersonen ist die Unterdrückung der unscharfen Muster foveal besser als in der Netzhautperipherie (vgl. Anmerkung A 16).
Fixiert man einen Punkt für längere Zeit, dann tritt Wechsel auf zwischen den scharfen und unscharfen Mustern. Dabei ist

das scharfe Muster (samt Farbe) weitaus am längsten sichtbar. Sehen beide Augen scharf abgebildete Balken (a), jedoch in unterschiedlicher Farbe, dann tritt erwartungsgemäss Wechsel dieser Farben oder Glanz auf. Manchmal werden die Muster auch - wohl durch Augenbewegungen - 'entfusioniert' und scheinen dann nebeneinander zu liegen.
Verwendet man statt der dünnen unscharfen Balken (b) breitere Striche (c) als Konkurrenten für die scharf abgebildeten Muster (a), dann erhält man ähnliche Ergebnisse. Die Unterdrückung des Musters (c) durch Muster (a) ist jedoch weniger deutlich als die von Muster (b).
Anscheinend ist es hier von Bedeutung, ob eine Figur von einer anderen vollständig überdeckt wird oder nicht.
Muster eines Auges können mit ähnlichen Mustern des contralateralen Gesichtsfeldes fusioniert werden, auch wenn sie gegeneinander rotiert sind (vgl. Abb. 7.1d und e). Die Drehung darf dabei eine bestimmte Grenze (ca. 10^{o}) nicht überschreiten. Sicherlich wird hierbei eine Verrollung der beiden Augen gegeneinander auftreten, die den Schnittwinkel der Netzhautbilder beider Muster auf einer imaginären zyklopischen Retina verringert.
Die Muster von Abb. 7.1d und e rufen - dichoptisch betrachtet - den Eindruck hervor, sie seien in die Papierebene eingelassen. Das obere Ende scheint dem Beschauer näher zu sein als das untere.
Werden die Muster auf nicht genau korrespondierenden Netzhautbereichen beider Augen abgebildet, dann treten Augenbewegungen auf, bis Fusion erreicht ist.
Besonders deutlich ist der Tiefeneindruck, wenn man statt Muster 7.1e das Spiegelbild von 7.1d verwendet: also scharf abgebildete, unterschiedlich geneigte Balken.
Interessanterweise bemerken manche Versuchspersonen bei der Musterkonfiguration (d) - (e) fast garnicht, dass eines der Muster unscharf ist! Andere nehmen den unscharfen Balken schemenhaft wahr (Diplopie während Stereoskopie).
Das bedeutet: Die unscharf abgebildeten Balken werden zwar zur Tiefenlokalisation verwendet, also von den mit Fusion

und Stereoskopie befassten Teilen des Cortex - dagegen kaum von den Abschnitten der Hirnrinde, die der Musterer-kennung dienen. Dieser Befund passt sehr gut mit unserer Modellvorstellung überein (vgl. 8.3.1 & Anmerkung A 27).

Die wahrgenommene Orientierung der miteinander fusionierten Muster stellt eine weitere Überraschung dar: Sehen beiden Augen scharf abgebildete, gegeneinander geneigte Balken und wird nun eines der Muster zunehmend unscharf abgebildet, dann scheinen sich die Balken seitwärts zu neigen. Der Tiefeneindruck nimmt etwas ab, bleibt aber bestehen, während die Orientierung der räumlich wahrgenommenen Balken sich derjenigen der scharf abgebildeten Muster annähert.

Die Stärke des Tiefeneindrucks wird geringer, das heisst, die Balken scheinen weniger weit aus der Leinwand herauszuragen.
Das scheint nicht darauf zu beruhen, dass einer der Balken aufgrund der Unschärfe breiter erscheint und deshalb die Disparitäten geringer werden. Denn ein breiter, scharf abgebildeter Balken ruft (gleiche Orientierung vorausgesetzt) einen etwa ebenso grossen Tiefeneindruck hervor wie ein schmaler Strich. Die Versuchsergebnisse sind jedoch wegen der Schwierigkeiten mit der Fusion (vgl. unten) nicht völlig eindeutig.
Wird das Muster zu unscharf, dann bricht der Tiefeneindruck zusammen. Bei manchen Beobachtern geschieht dies foveal zuerst; die Fovea scheint empfindlicher gegen Unschärfe. Beim Herstellen von Unschärfe durch Defocussieren ändert sich notwendigerweise die Abbildungsmasstab des Musters. Dadurch können die mit den Musters von Abb. 7.1 beobachteten Phänomene beeinflusst worden sein: Es könnten grössere Disparitäten entstehen. Daher überprüften wir die Effekte mit zwei gegeneinander geneigten Einzelbalken. Waren beide scharf abgebildet, riefen sie einen starken Tiefeneindruck hervor. Wurde einer unscharf abgebildet, dann schien sich die Orientierung des fusionierten Musters derjenigen des scharf abgebildeten Balkens anzunähern.
Manche Versuchspersonen hatten ausserdem den Eindruck, dass

Abstand und/oder Grösse der Muster sich veränderten. Das deutet auf Veränderungen der Akkomodation hin: Unschärfe kann zu Akkomodationsänderungen führen, die eine veränderte Tiefenlokalisation bewirken. Diese führt aufgrund von Grössenkonstanzmechanismen zu einer Veränderung der subjektiv wahrgenommenen Grösse der Muster. Eine Quantifizierung dieser Effekte könnte aufschlussreich für einige Aspekte von Fusion und Stereoskopie sein (Abhängigkeit von der Akkomodation). Sie liegt jeoch ausserhalb des Themas dieser Arbeit.
Breite Balken sind nur schwer mit dünnen Balken des anderen Auges fusionierbar. Der Tiefeneindruck bricht immer wieder kurzzeitig zusammen. Wenn die Muster fusioniert sind, scheint der in die Tiefe weisende Stab etwa so breit zu sein wie das breitere der monokularen Muster - zumindest erheblich breiter als das dünnere.
Sind die breiten Balken zudem noch unscharf abgebildet (Abb. 7.1f), dann ist Fusion überhaupt nicht mehr möglich. Das unscharfe Muster wird unterdrückt. Die Unterdrückung ist foveal meist stärker ausgeprägt als in der Netzhautperipherie. Zumindest in der Gesichtsfeldperipherie sind die dünnen Balken von einem hellen 'Hof' umgeben.

7.4.2 Kombination periodischer Muster (Gitter)

Statt der einzelnen Balken von 7.4.1 können Gittermuster verschiedener Frequenz verwendet werden. Gitter, die um 90° gegeneinander gedreht sind, können in Dominanzexperimenten sehr gut voneinander unterschieden werden. (Senkrecht aufeinanderstehende Einzelbalken würden sich nicht hinreichend überdecken).
Die Muster hatten eine Gesamt-Ausdehnung von $8^{\circ}x8^{\circ}$ Sehwinkel. Die einzelnen Rechtecke überdeckten etwa $1,5^{\circ}x1,5^{\circ}$ Sehwinkel. Muster (b) und (c) hatten nur etwa ein Viertel der Leuchtdichte von Muster (a) (ca. 5 asb).
Betrachtet man die Muster 7.2 a und b dichoptisch, dann tritt ausgeprägter Wettstreit auf, der teilweise muster-

synchron abläuft (vgl. 3.2.5).
Bei dichoptischer Betrachtung der Muster 7.2 (a) und (c) wird dagegen nur (a) wahrgenommen. Die Unterdrückung des unscharfen Bildes (c) ist stärker als bei den Einzelbalken von Abb. 7.1.

Abb. 7.2 Periodische Muster zur Untersuchung der Konturenkombination

Dreht man beide Muster um 90°, so dominieren wieder die scharf abgebildeten Striche. Die Orientierung scheint von untergeordneter Bedeutung zu sein. Verschiedenfarbige Projektion der Abbildungen führt zur Dominanz von Muster (a) und der zugehörigen Farbe.
Bei manchen Versuchspersonen ist die Unterdrückung des unscharfen Musters unvollständig: Es tritt Wechsel auf, und das ansonsten unterdrückte Muster dominiert für einige Zeit. In diesen Fällen war das unscharfe Muster dem dominanten Auge angeboten worden. Nach 'Augentausch' wurde das unscharfe Muster dann vollständig unterdrückt.
Bei der oben (S. 86) beobachteten Dominanz handelt es sich nicht um die Dominanz eines der Augen über das andere. Vielmehr findet eine lokale Kombination statt, bei der die jeweils scharf abgebildeten Musteranteile obsiegen!
Zur Demonstration dieses Sachverhaltes kann Abb. 7.3 dienen.
Die Muster von Abb. 7.3 entsprechen weitgehend denjenigen von Abb. 7.2. Der einzige Unterschied liegt in der Verteilung scharfer und unscharfer Musteranteile auf beide Augen.

Ihre Anordnung ist so, dass jeweils ein scharfer und ein unscharf abgebildeter Bezirk miteinander interagieren.

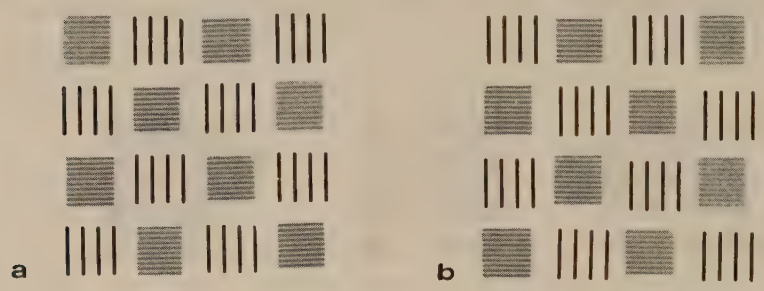


Abb. 7.3 Muster zur Konturenkombination: unscharfe und scharfe Anteile in jedem Auge.

Bei dichoptischer Darbietung entspricht die Wahrnehmung der Muster 7.3 a und b ganz dem Eindruck, der bei Betrachtung von 7.2 (a) und (c) auftritt: Man glaubt, lediglich Muster 7.2 (a) zu sehen.
Weisen 7.3 a und b verschiedene Farben auf, dann nimmt man eine schachbrettartige Anordnung der beiden verwendeten Farben wahr. Und gibt man den scharf abgebildeten Teilen eine andere Farbe als den unscharfen, so resultiert ein Bild in der Farbe der scharf abgebildeten Abschnitte. Offensichtlich können die etwa $1{,}5^{o}$ Sehwinkelgrad grossen Abschnitte relativ unabhängig voneinander zu einem binokularen Wahrnehmungseindruck kombiniert werden, für den an jedem Ortspunkt nur eines der Augen verwendet wird.

7.4.3 Räumliche Ausdehnung der 'Kombinationseinheiten'

Wie wir in Abschnitt 7.4.2 sahen, kann ein 'zyklopisches' Bild problemlos aus Abschnitten zusammengesetzt werden, in denen je eines der Augen dominiert.
Verringert man die Grösse der Muster von Abb. 7.3, dann treten Schwierigkeiten bei der Kombination auf, sobald die

Teilbereiche kleiner als etwa 0,2 Sehwinkelgrad werden. Die Ausdehnung der Bereiche wurde ausserdem mit den nicht periodischen Muster der Abb. 7.4 untersucht.

Abb. 7.4 Nicht-periodische Muster zur Ermittelung der kleinstmöglichen Ausdehnung von dichoptisch kombinierbaren Teilbereichen.

Beim Wechsel zwischen 7.4a und einem waagerechten Balken, der in Höhe von D-F verläuft, prädominiert bei weitem der senkrechte Balken mit den Buchstaben. Nur selten ist der waagerechte Strich im Bereich der Überkreuzungsstelle sichtbar. Dann verschwindet der senkrechte Strich in einem Bereich von etwa $0{,}3^{o}$ Sehwinkel. Die Buchstaben bleiben sichtbar, die waagerechte Linie erscheint zwischen den Zeilen. Erst wenn der Abstand zwischen den einzelnen Zeilen ca. $0{,}2^{o}$ Sehwinkel unterschreitet, nehmen die Buchstaben am Wechsel teil: Die Zeile D-F verschwindet synchron mit dem senkrechten Balken.

Bei dichoptischer Betrachtung der Muster 7.4 b und c tritt an der Überkreuzungsstelle Wechsel zwischen den langen Balken auf. Gleichzeitig sind die unterschiedlich geneigten Striche beider Augen miteinander fusioniert und ergeben einen Tiefeneindruck.

Binokularer Wettstreit und stereoskopisches Sehen bestehen also gleichzeitig, sie umfassen vermutlich jeweils alle Ortsfrequenzkanäle. Verkleinert man die Muster, dann bricht der Tiefeneindruck zusammen, sobald der Abstand zwischen den langen Balken und den geneigten Strichen kleiner als etwa $0{,}2^{o}$ Sehwinkel wird. Die kurzen Striche wechseln dann synchron mit 'ihren' Balken.

Die Ergebnisse bestätigen die für periodische Muster gefundene Ausdehnung von Bereichen, die dichoptisch miteinander kombiniert werden können.
Sie machen darüberhinaus deutlich, dass bei der dichoptischen Konkurrenz zweier Muster nicht nur der Ortsfrequenzgehalt zählt, sondern ein weiterer Faktor, der vielleicht als 'Komplexität' der Kontur bezeichnet werden kann.
Denn beim Wechsel zweier Einzelbalken beträgt das Wechselverhältnis etwas 1:1. Konkurriert dagegen ein Balken dichoptisch gegen ein senkrecht dazu orientiertes Gitter, dann verschiebt sich das Wechselverhältnis zugunsten des Gitters.
Und beim Wettstreit einer senkrechten Geraden mit einer ebenfalls senkrecht orientierten Zick-Zack Linie des contralateralen Auges überwiegt die gezackte Linie.
Besonders deutlich wird die Asymmetrie des Wechselverhältnisses, wenn Striche gegen Buchstaben wechseln: Vor allem bei niedrigen Leuchtdichten werden fast ausschliesslich die Buchstaben wahrgenommen (siehe oben).

7.5 INTERPRETATION DER VERSUCHSERGEBNISSE

Scharf abgebildete Muster können unscharfe Bilder im Auge der Gegenseite vollständig unterdrücken (7.4.1 und 7.4.2). Sind die Vorlagen farbig, dann wird nur die Farbe der scharfen Abbildung wahrgenommen. Dabei wird lokal für einen recht kleinen Bezirk (foveal ca. $0{,}1^{o}$ Sehwinkel, 7.4.3) entschieden, welches der Augen den Wahrnehmungseindruck bestimmt. Die Ausdehnung der Einheiten, aus denen sich das binokulare Gesichtsfeld zusammensetzt, ist also erheblich geringer als die Ausdehnung der binokularen Hemmwirkung.

Scharfe Muster eines Auges können auch mit verwaschenen Abbildungen des Gegenauges fusioniert werden und ergeben unter geeigneten Umständen einen Tiefeneindruck.
Die unscharfe Abbildung wird offensichtlich für die Entstehung eines stereoskopischen Eindrucks genutzt, 'später' im Verlaufe der Mustererkennung aber offenbar weitgehend eliminiert: denn wahrgenommen wird vor allem das scharf

abgebildete Muster. Auch bei der Bestimmung der Orientierung scheint der Einfluss eines unscharfen Musters geringer zu werden: Mit zunehmender Unschärfe eines der Muster scheint der wahrgenommene Balken seine Orientierung im Sinne des scharfen Bildes zu verändern.
Die hier angeführten qualitativen Befunde sind vorläufig. Sie müssten quantitativ untersucht werden. Die Ergebnisse könnten interessante Hinweise auf die Art der im Sehsystem verwendeten Fusionsoperation liefern.

8 MODELL

'... the striate cortex must be analysing the visual world in piecemeal fashion' (HUBEL & WIESEL, 1977, S. 17).

8.1 MOTIVATION FÜR MODELLBILDUNG

Die zitierten psychophysischen und neurophysiologischen Experimente sowie unsere eigenen Versuchsergebnisse können - mehr oder minder gesicherte - Erkenntnisse und Vermutungen über die Art der Informationsverarbeitung im Sehsystem liefern.
Aufgrund der Komplexität des Untersuchungsobjektes und der Lückenhaftigkeit der vorliegenden Befunde ergibt sich jedoch ein Verständnis der Arbeitsweise des betreffenden Teils unseres visuellen Cortex nicht unmittelbar aus den unverbunden nebeneinanderstehenden Versuchsergebnissen.

Doch es ist gerade dies: der Wunsch, die Funktionsweise unseres eigenen Gehirns zu verstehen, die uns Hirnforschung treiben lässt. Und zum Verständnis pathologischer Veränderungen wäre eine genauere Kenntnis der im Gehirn ablaufenden Verrechnungen und ihrer Entgleisungsmöglichkeiten (als Basis ihrer Therapie) von erheblicher Bedeutung.

Wir wollen daher im folgenden versuchen, die bekannten Phänomene miteinander in Beziehung zu sezten, sie zu strukturieren und ein hypothetisches Verschaltungsmodell vorzuschlagen.

8.2 VOM MODELL ZU BESCHREIBENDE PHÄNOMENE

Das Modell soll unsere Versuchsergebnisse in abstrakter Form enthalten, gewissermassen eine (übersichtliche) Kurzfassung der Messergebnisse darstellen.
Insbesondere folgende Befunde (8.2.1 bis 8.2.13) sollen durch das Modell beschrieben werden:

8.2.1 An jedem Ortsbereich wird nur ein Muster pro Zeiteinheit

wahrgenommen (unter 'Muster' wollen wir Gruppen miteinander kompatibler Merkmale (Linien, Ecken, Kreuzungen) verstehen).

Prinzipiell wäre es denkbar, dass ein waagerechter Balken in einem Auge und ein senkrechter im anderen zu einem Kreuz kombiniert würden. Ebenso würde man ohne Kenntnis der Versuchsergebnisse vermutlich annehmen, dass ein rotes Muster und ein grünes Muster bei dichoptischer Präsentation ebenso wie bei monokularer Darbietung zu einer Gelbempfindung führten.
Wie wir oben (§ 3) sahen, trifft das jedoch nicht zu; an der Kreuzungsstelle wird ganz überwiegend nur einer der beiden angebotenen Reize wahrgenommen: Es herrscht Wettstreit (vgl. Anmerkung A 34).

8.2.2 Sieht ein Auge für längere Zeit ein Muster und wird dann plötzlich an korrespondierenden Netzhautbezirken des contralateralen Auges - oder in deren Umgebung - ein mit dem ersten Muster nicht fusionierbares Bild angeboten, dann verschwindet das erste Muster für einige Zeit (Löschung) (vgl. § 4).

8.2.3 Gleichartige Musterbestandteile von verschiedenen Netzhautorten beider Augen können synchron wechseln (DÖRRENHAUS, 1975, 1978; vgl. 3.2) (Anmerkung A 28).

8.2.4 Der Wettstreit umfasst alle Ortsfrequenzen jedes Muster sowie das Umfeld. Alle Ortsfrequenzen der beteiligten Muster wechseln synchron.

8.2.5 Wettstreit kann auch monokular ausgelöst werden (CAMPBELL & HOWELL, 1972; ATKINSON et al., 1973) (vgl. 3.2). Auch ein dem dichoptischen Randeffekt ähnelnder monokularer Randeffekt wurde beschrieben (SINDERMANN & LÜDDEKE, 1972) (Anmerkung A 29).

8.2.6 Zwischen periodischen Sinusgittern unterschiedlicher Ortsfrequenz kann es auch dann zu (monokularem oder binokularem)

Wettstreit kommen, wenn die Gitter gleich orientiert sind (CAMPBELL & HOWELL, 1972).

8.2.7 Ein periodisches Sinusmuster einer bestimmten Ortsfrequenz, das monokular dargeboten wird, kann mit einem gleich orientierten periodischen Muster der dreifachen Frequenz im gegenseitigen Auge kombiniert werden - solange die Muster sich in Phase befinden (vgl. aber 8.2.6!).
Die resultierende Wahrnehmung gleicht einem Rechteckgitter (MAFFEI & FIORENTINI, 1972; vgl. auch BLAKE & RUSH, 1980).

8.2.8 Bilder, aus denen die hohen Ortsfrequenzen entfernt wurden, unterliegen in der Konkurrenz mit scharf abgebildeten Mustern ebenso wie homogene Flächen.
a) Bietet man den Augen zwei nicht fusionierbare Muster - herrschen also Wettstreitbedingungen - und bildet eines der Muster unscharf ab, dann verschiebt sich das Wechselverhältnis zugunsten des scharf abgebildeten Musters (3.4.1) oder es wird überhaupt nur dieses wahrgenommen (7.4).
b) Bei Konkurrenz des scharf abgebildeten Musters mit einer homogenen Fläche wird das Muster dauernd wahrgenommen (3.4.4): Homogene Flächen können als sehr niedrige Ortsfrequenzen aufgefasst werden.
c) Auch der dichoptische Randeffekt entsteht durch die Dominanz hoher Ortsfrequenzen und ihrer Umgebung über niedrigere Frequenzen. Das Ausmass der Dominanz ist unter anderem abhängig vom Kontrast der auslösenden Kontur: Bei steigender Helligkeit des induzierenden Feldes wächst (bis zu einem bestimmten Punkt) auch der Kontrast des Randeffektes (vgl. 5.4.2).

8.2.9 Elimination der niedrigen Ortsfrequenzen führt trotz konstanter Leuchtdichte zu einer 'Schwächung' des betreffenden Musters bei binokularem Wettstreit. Muster, die alle Ortsfrequenzen enthalten, dominieren über solche, denen ein Teil des Spektrums fehlt (3.4.2).

.2.10 Die Dominanzphasendauer eines Musters hängt beim binokularen Wettstreit hauptsächlich von der 'Stärke' des 'Konkurrenz'-Musters ab. Die Verschiebung des Wechselverhältnisses bei unscharfer Abbildung eines der Muster wird durch Verlängerung der Dominanzphasen des scharf abgebildeten Musters bewirkt. Die Phasendauer des unscharfen (= veränderten) Musters bleibt dagegen etwa konstant (vgl. S. 27)!

.2.11 Können nicht kompatible Muster durch Hinzufügen weiterer Konturen miteinander fusioniert werden, dann verschwinden alle Anzeichen für inhibitorische Wechselwirkungen zwischen ihnen. Beispielsweise verschwindet der dichoptische Randeffekt bei Darbietung eines Zusatzbalkens im contralateralen Auge (vgl. 5.4.4) (Anmerkung A 35).

.2.12 Dichoptischer Wettstreit und Tiefeneindruck können gleichzeitig bestehen. Die miteinander fusionierbaren Musterelemente müssen allerdings andere Ortsfrequenzen aufweisen als die gegeneinander wechselnden Musterkomponenten (KAUFMAN, 1964; JULESZ, 1963, 1971; JULESZ & MILLER, 1975; BLAKE et al., 1980).

.2.13 Orientierende Experimente, die wir zum binokularen Wettstreit durchgeführt haben, weisen darauf hin, dass Wettstreit (mithin Inhibition) auch dann zwischen Mustern beider Augen auftreten kann, wenn diese Muster keine gemeinsamen Ortsfrequenzen enthalten.

3 STRUKTUR DES MODELLS

Abbildung 8.1 schlägt ein hypothetisches Verschaltungsmodell vor, das die angeführten Ergebnisse zusammenfassend beschreiben soll. Mit anderen Worten: Es wird versucht, die verschiedenen Phänomene auf einen gemeinsamen (neuronalen) Mechanismus zurückzuführen.

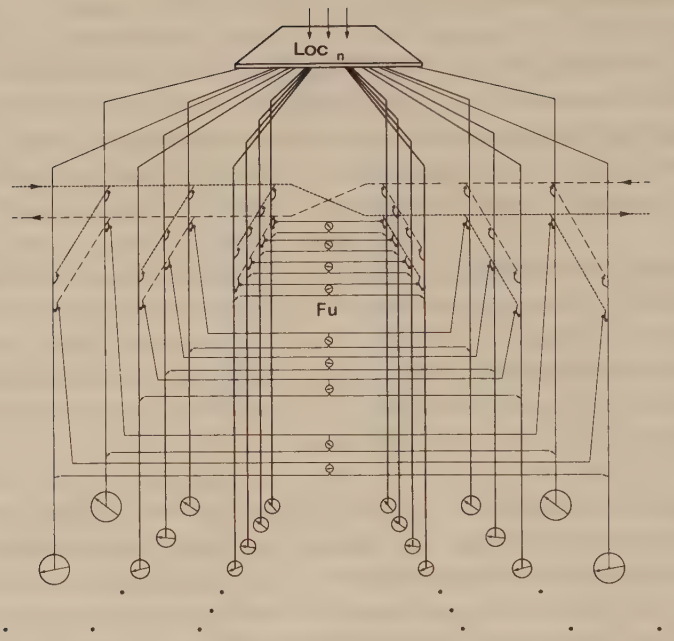


Abb. 8.1 Modell der binokularen Interaktionen. ⊘ , ⊖, ⊘: Neurone mit unterschiedlich grossen rezeptiven Feldern, die auf bestimmte Orientierungen des Reizes antworten. Alle Orientierungen und verschiedene Feldgrössen sollen vertreten sein, sowohl für die vom linken Auge kommenden Bahnen (linke drei Reihen) als auch für die Bahnen des rechten Auges (rechte Reihen). Die Informationen aus beiden Augen werden in der Ebene LOC lokal kombiniert. Diese Ebene umfasst ca. m = 10^5 primär voneinander unabhängiger Einheiten, wovon eine (n) dargestellt ist. Die Ebene LOC steht unter dem Einfluss 'höherer' Zentren (↓↓↓). Die Bahnen beider Augen können einander hemmen (von rechts nach links: gestrichelt; von links nach rechts: gepunktet). Enthalten die von beiden Augen kommenden Bahnen ähnliche Informationen, werden die Neurone der Ebene Fu aktiviert. Ihr Ausgang hemmt die kreuzweise Inhibition zwischen beiden Augen (Disinhibition).

Das Modell macht zwei grundlegende Annahmen:

8.3.1 Bei der Verarbeitung der visuellen Umwelt sind fast ausschliesslich Konturen (Kanten und Linien) wichtig. Flächen

mit gleichförmiger Intensität und Farbe und sehr schwache Gradienten werden dagegen nicht in erwähnenswertem Masse berücksichtigt (Ein Alternativ-Modell, das eine gleichberechtigte Verarbeitung von Flächen vorsieht, wird in Anmerkung A 26 dargestellt).
Einige Befunde und Überlegungen, die uns zu dieser Annahme führten, sind in Anmerkung A 27 angeführt (z.B. dichoptische Dominanz von Konturen, die Craig-Cornsweet-Illusion, 'stabilized image'- und 'filling-in' Phänomene, Neurophysiologie des visuellen Cortex).

.3.2 Die zweite Grundannahme betrifft die Existenz vieler, primär voneinander unabhängiger Übertragungskanäle für jeden Netzhautbereich. Diese Kanäle sollen verschiedene Ortsfrequenzen bzw. Orientierungen von Konturen übertragen.

Befunde, die diese Annahme nahelegen, wurden bereits in Anmerkung A 4 angeführt.

.3.3 Das Modell geht davon aus, dass für jeden Ortsbereich des Gesichtsfeldes lokal entschieden wird (LOC_n), welches Muster wahrgenommen wird. Das neuronale Korrelat der Ebene LOC ist sicherlich im Cortex zu suchen, ebenso wie die Einheiten Fu und die orientierungsspezifischen Eingänge. Die inhibitorischen Wechselwirkungen dagegen könnten teilweise auch zum Corpus geniculatum laterale zurücklaufen. Die Ausdehnung der Kombinationseinheiten beträgt foveal etwa 0,2 Sehwinkelgrad (vgl. 7.4). Das entspricht grössenordnungsmässig der Ausdehnung des Zentrums rezeptiver Felder in der Fovea von Katzen und Affen, wie sie in elektrophysiologischen Ableitungen am Cortex gemessen wurde (vgl. z.B. HUBEL & WIESEL, 1958). Ausserdem stimmt dieser Wert gut überein mit (psychophysischen) Messungen der Grösse von 'perzeptiven Feldern' beim Menschen (RANSOM-HOOG & SPILLMANN, 1980). Für das gesamte Gesichtsfeld sollten etwa 10^5 solcher LOC-Einheiten existieren.
Als Eingänge der Kombinations-Ebenen dient eine Reihe - primär voneinander unabhängiger - Merkmals-Detektoren beider

Augen (durchgezogene Linien).
Die visuellen Muster werden also teilweise erst in der Sehrinde für jeden Ortsbereich in eine Anzahl 'lokaler Merkmale' aufgelöst, die getrennt übertragen werden (verschiedene Orientierungen, Ortsfrequenzen).

8.3.4 Bestimmte Kombinationen von Eingängen des gleichen Auges sind miteinander kompatibel, andere nicht. So ist beispielsweise der Eingang, der das Vorliegen eines senkrechten Striches meldet, in der Regel nicht mit dem Eingang für einen waagerechten Strich kompatibel (jedenfalls solange die beiden keine Kreuzungsstelle aufweisen).
Diese Unvereinbarkeit ist monokular durch kreuzweise retrograde Inhibitionen realisiert, die zwischen den verschiedenen Eingangskanälen jedes Auges wirken (nicht eingezeichnet) (⟶ s.o. Befund 8.2.5 & 8.2.6).
Die Annahme lateraler Inhibition zwischen Ortsfrequenz- und Orientierungskanälen des gleichen Auges (und zwischen beiden Augen) wird durch neurophysiologische und psychophysische Experimente gestützt (TOLHURST, 1972; BARFIELD, 1976; ANDREWS, 1965; BLAKEMORE, CARPENTER & GEORGESON, 1970; CARPENTER & BLAKEMORE, 1973; MAGNUSSEN & KURTENBACH, 1979; vgl. auch SINGER, 1970; SINGER & CREUTZFELDT, 1970; SCHMIELAU & SINGER, 1977) (Anmerkung A 32).
Die monokulare Hemmwirkung scheint (ebenso wie die binokulare Inhibition, s.u. 8.3.5) auf benachbarte LOC-Einheiten überzugreifen: Die Ausdehnung der inhibitorischen Wechselwirkungen liegt foveal bei etwa 1 Sehwinkelgrad (SINDERMANN & LÜDDEKE, 1972). Darin könnte die Ursache für den monokularen Wechsel zwischen verschiedenen Ortsfrequenzen gleicher Orientierung liegen (⟶ Befund 8.2.6): Verschiedene Ortsfrequenzkanäle nehmen bei einer solchen Musterkonfiguration an nicht übereinstimmenden Ortspunkten Konturen wahr. Diese könnten sich wechselseitig hemmen und so den Wettstreit erzeugen.
Der Hauptvorteil der monokularen Hemmung besteht beim Normalsehen in einer verbesserten Spezifität der einzelnen

Neurone.
Andere Kombinationen von Merkmalen sind miteinander vereinbar, beispielsweise zwei gekreuzte Balken - vermutlich weil bei ihnen eine scharf abgebildete retinale Kreuzungsstelle existiert. Und auch die Strahlen eines 'Sterns' (✱) wechseln nicht gegeneinander (Anmerkung A 29).
Das könnte auf der Wirkung einer Art von 'Kreuzungs-Detektor' beruhen. Dieser Detektor könnte bei retinalen Schnittstellen die Inhibitionen zwischen den sich kreuzenden Orientierungen ausschalten. Der Kreuzungsdetektor müsste ein etwas anderes Zeitverhalten aufweisen als die Orientierungs-Kanäle: Er wird nicht aktiviert, wenn eine der Orientierungen nur als Nachbild vorliegt (vgl. SINDERMANN & LÜDDEKE, 1972).
Die laterale Inhibition zwischen den Eingängen adaptiert, woraus abwechselnde Wahrnehmung der nicht kompatibelen Merkmale folgt. Die räumliche Ausdehnung dieser monokularen Inhibition enspricht etwa derjenigen der binokular wirkenden Hemmung (SINDERMANN & LÜDDEKE, 1972).

8.3.5 Alle Orientierungs-Kanäle gleicher Ortsfrequenz könnten hemmend auf sämtliche (Orts- und Orientierungs-)Kanäle des contralateralen Auges einwirken (Abb. 8.1: gestrichelte Linien). Dadurch ist nur jeweils eine inhibitorische Verbindung zwischen den Merkmals-Kanälen beider Augen erforderlich.
Die Hemmung erstreckt sich über Bereiche, die die Grösse der Kombinationseinheiten (LOC_n) übersteigen: foveal etwa 1 Sehwinkelgrad weit (vgl. 4.4, 5.4.1 & 6.4). Das bedeutet, dass die Inhibition in jeder Richtung etwa 5 bis 10 Einheiten (LOC) weit auf die Eingänge des contralateralen Auges übergreift.
Musterelemente beider Augen, die gleiche Orientierung aufweisen - aber, wie erste Experimente zeigen, nicht unbedingt aus gleichen Ortsfrequenzen bestehen müssen (vgl. auch 8.2.7) - werden miteinander kombiniert: Ebenen Fu (Abb. 8.1: dünne Linien).

Die Zellen der Ebene Fu werden nur dann aktiviert, wenn beide Augen miteinander fusionierbare Konturen sehen. Sie könnten dann sämtliche Inhibitionen ausschalten, die auf die fusionierten Kanäle einwirkten (Abb. 8.1:). Die Hemmung aller anderen Orientierungskanäle aufeinander müsste dagegen bestehen bleiben (Beispielsweise wechselt ein Muster wie dieses: gegen ein solches Muster: der Gegenseite, obwohl eine übereinstimmende Orientierung vorhanden ist).

Eine denkbare Alternative zu dieser unspezifischen Hemmung mit spezifischer Ent-Hemmung liegt in der Annahme einer spezifischen retrograden Inhibition zwischen den Orientierungskanälen beider Augen. Jeder Orientierungs- und Ortsfrequenzkanal jedes Auges könnte gezielt alle nicht mit ihm fusionierbaren Orientierungskanäle des contralateralen Auges hemmen. Die Ebene Fu wäre dann nur bei Vorliegen mehrere Orientierungen am gleichen Ort zur Aufhebung der binokularen Inhibition nötig. Es scheint uns zur Zeit nicht möglich, zwischen den beiden Alternativen zu entscheiden. Vor allem aus Gründen der grafischen Darstellbarkeit haben wir die in Abb. 8.1 dargestellte Lösung gewählt.

Es sind Zellen beschrieben, die besonders kräftig antworten, wenn in beiden Augen miteinander fusionierbare Konturen angeboten werden (BISHOP, HENRY & SMITH, 1971; BISHOP, 1973). Solche Zellen könnten auch den stereoskopischen Tiefeneindruck vermitteln (Anmerkung A 36).

Können die Bilder beider Augen für den jeweiligen Bereich nicht miteinander kombiniert werden, so wird die kreuzweise Hemmung ( ) wirksam, und es tritt Wettstreit auf (Anmerkung A 30).

Die inhibitorischen Wechselwirkungen zwischen Mustern verschiedener Augen sind erheblich stärker ausgeprägt als die Hemmung zwischen verschiedenen Muster des gleichen Auges: Binokular ausgelöster Wettstreit ist wesentlich deutlicher als monokular auftretender.

8.3.6 Die retrograde Hemmung muss fünf Bedingungen genügen: Sie

muss stark sein im Vergleich zu der Erregung des contralateralen Auges.
Ihre Stärke muss relativ unabhängig sein von der Erregungsstärke im Kanal, durch den sie aktiviert wird (d.h. von der 'Stärke' des hemmenden Musters). Sie muss jedoch relativ stark davon abhängen, wieviele verschiedene Ortsfrequenzen (und Orientierungen?) in dem Muster enthalten sind (⟶ Befunde 8.2.8 & 8.2.9).
Drittens muss sie im Verlaufe einiger Sekunden relativ stark adaptieren (⟶ Befunde 8.2.1 & 8.2.10).
Viertens soll die Hemmung vor allem genau korrespondierende Retinaorte des anderen Auges betreffen. Mit wachsendem Abstand von der 'Deckstelle' wird die Hemmwirkung geringer. Das bedeutet, dass die Stärke der Inhibition $H_{a,b}$ schwächer wird, je weiter die zu a und b gehörigen Netzhautorte voneinander entfernt sind. Die maximale Ausdehnung der Hemmung beträgt foveal etwa einen Sehwinkelgrad (vgl. 4.4, 5.4.1 & 6.4).
Fünftens schliesslich soll sie alle Ortsfrequenzen des Musters der Gegenseite erreichen (⟶ Befund 8.2.13).

8.4 BESCHREIBUNG DER VERSUCHSERGEBNISSE DURCH DAS MODELL

8.4.1 Werden die Netzhautbereiche beider Augen, denen LOC_n zugeordnet ist, dichoptisch mit zwei Balken unterschiedlicher Ausrichtung gereizt, dann sprechen die jeweils auf die vorliegenden Orientierungen 'spezialisierten' Eingänge beider Augen an. Da nur ähnlich orientierte Konturen beider Augen die Ebene Fu aktivieren können, wird die kreuzweise Inhibition nicht ausgeschaltet (Abb. 8.1: •⟶).
Die Inhibition wird nicht sofort voll wirksam, es dauert vielmehr einige Zeit, bis sie sich aufgebaut hat. Deshalb werden niemals beide Muster verschwinden: Bevor die Erregung in beiden Kanälen unter die Wahrnehmungsschwelle sinkt, kann die Hemmung nicht mehr ausgelöst werden, und beide Muster werden weiterhin wahrgenommen.
Da die Hemmung stark ist im Vergleich zur einlaufenden Er-

regung, wird einer der konkurrierenden Kanäle - und damit eines der Augen - an diesem Teil des Gesichtsfeldes von der Wahrnehmung ausgeschlossen, z.B. das rechte (⟶ Befund 8.2.1).

Die Hemmung $H_{L,R}$ wird innerhalb kurzer Zeit schwächer (sie 'adaptiert'). Dadurch wird nach einer Weile die Erregung in dem zuvor unterdrückten Kanal überschwellig werden. Als Folge wird die noch nicht adaptierte Hemmung $H_{R,L}$ aktiviert und der zuvor wahrgenommene Eingang unterdrückt. Auch die Hemmung $H_{R,L}$ adaptiert, und der Prozess beginnt von vorne.

Das Modell lässt sich ohne Zusatzannahmen zur Beschreibung des Löschphänomens (⟶ Befund 8.2.2) verwenden: Wird nur ein Muster dargeboten, dann hemmt seine neuronale Repräsentanz die Eingänge der Gegenseite. Die Hemmung adaptiert. Nun wird dem anderen Auge ein anderes Muster dargeboten. Das neue Muster überwindet leicht die bereits adaptierte Hemmung und hemmt das zuvor dargebotene Muster (Anmerkung A 31).

Die Inhibition greift auch auf benachbarte LOC-Einheiten über. Die Reichweite dieser Hemmung bestimmt die Ausdehnung des dichoptischen Randkontrastes, der dichoptischen Suppression und der Löschfelder. Die Hemmung benötigt zur vollen Ausbildung eine gewisse Zeit (s.o.) - die bei der Untersuchung des Löschphänomens als Latenzzeit in Erscheinung tritt.

Wegen der Latenzzeit, die bis zum vollen Wirksamwerden der Hemmung vergeht, ist es denkbar, dass zeitweise zwei eigentlich nicht kompatibele Muster wahrgenommen werden - was auch tatsächlich vorkommt.

Weisen Muster Frequenzanteile auf, die durch verschiedene Ortsfrequenzkanäle übertragen werden (was meist der Fall ist), dann reicht es aus, wenn einer dieser Kanäle die Hemmung durch die Gegenseite überwindet: Die nicht adaptierte Hemmung, die von dieser Seite aktiviert werden kann, unterbindet die von der Gegenseite ausgeübte Inhibition. Sämtliche Komponenten (Ortsfrequenzen) des Musters erreichen LOC_n (⟶ Befund 8.2.4: Synchronität des Wechsels).

.4.2 Können die Muster beider Augen an einem Ortspunkt miteinander fusioniert werden (= Aktivierung der Ebene Fu), dann wird die kreuzweise Hemmung ausgeschaltet (⟶ Befund 8.2.11).
Ist nur eine Fusion bestimmter Ortsfrequenzen möglich, so kann die Hemmung für die fusionierbaren Kanäle permanent ausgeschaltet werden. Die nicht fusionierbaren Ortsfrequenzkanäle hemmen sich weiterhin: Es tritt Wechsel gleichzeitig mit stereoskopischem Tiefeneindruck auf (⟶ Befund 8.2.12). Es könnte aber auch ein Teil der LOC-Einheiten den stereoskopischen Eindruck vermitteln, während andere Einheiten in ihrer Nähe in Wettstreit stehen (vgl. 8.3.4).

.4.3 Das Übergewicht, das scharf abgebildete Muster über unscharfe haben, könnte zwei Ursachen haben:
Erstens ist die Empfindlichkeit für niedrige und sehr hohe Ortsfrequenzen niedriger als für mittlere Frequenzen (CAMPBELL, COOPER & ENROTH-CUGELL, 1969). Deshalb sind unscharfe Muster, denen die hohen Ortsfrequenzen fehlen und die einen höheren Gleichlichtanteil (= niedrigen Kontrast) aufweisen, weniger wirksam als scharfe Abbildungen.
Die Verschiebung des Wechselverhältnisses bei Unschärfe eines Musters (vgl. 3.4.1) lässt sich jedoch nicht rein auf die geringere Empfindlichkeit für niedrige Ortsfrequenzen zurückführen, denn dazu ist die Abhängigkeit von den Leuchtdichten der Muster zu gering. Vielmehr ist es unserer Ansicht zweitens nötig, eine Kooperation verschiedener Ortsfrequenzkanäle bezüglich ihrer Hemmwirkung anzunehmen: Je mehr verschiedene Ortsfrequenzen ein Muster enthält, desto stärker wird die von ihm ausgelöste Hemmung (⟶ Befunde 8.2.8 & 8.2.9).

.4.4 Eingänge, die von der Netzhautperipherie stammen, übertragen wegen des geringeren Auflösungsvermögens nur niedrigere Ortsfrequenzen als Kanäle, die von der Fovea stammen. Konkurrieren Netzhautbezirke mit sehr unterschiedlichem Auflösungsvermögen miteinander (beispielsweise bei Strabismus),

dann wird jeweils das Auge mit dem lokal besseren Auflösungsvermögen dominieren (Fixierpunktskotom, vgl. 9.1.1).

8.4.5 Auch der Befund von 8.2.10 wird durch das Modell beschrieben: Die Dominanzdauer eines Musters hängt hauptsächlich von der 'Stärke' des contralateralen Musters ab.
Die Hemmung H ist nämlich weitgehend unabhängig von der Stärke der Erregung im Eingangskanal. Daher wird ein Muster eines Auges immer gehemmt, wenn überhaupt ein nicht fusionierbares Muster im anderen Auge gemeldet wird. Da ausserdem die Hemmung stark ist im Vergleich zu der Erregung im Eingangskanal, kann jedes Muster - unabhängig von seiner 'Stärke' - weggehemmt werden.
Die Hemmung adaptiert in der Zeit. Sie ist daher nach einer gewissen Zeit nicht mehr imstande, das zuvor gehemmte Muster zu unterdrücken. Die Länge der Adaptationszeit, die bis dahin verstreicht, ist abhängig von der 'Stärke' des unterdrückten Musters: Konturreiche (= starke = interessante?) Muster überwinden die Hemmung schneller. Das aber bedeutet, dass das Muster der Gegenseite weniger lange dominiert.

8.5 EINFLUSS 'HÖHERER' ZENTREN UND PROBLEME

8.5.1 Eine zentrale Instanz könnte die lokalen Teil-Wahrnehmungen koordinieren: durch synchrones Ein- und Abschalten je eines der beiden Kanäle der binokularen Hemmung an mehreren bis vielen Ortspunkten.
Diese Instanz wäre für den synchronen Wechsel gleichartiger Musterelemente aus beiden Augen verantwortlich (⟶Befund 8.2.3).

8.5.2 Die Mustererkennungsoperation ist auch nach der Kombination der LOC-Einheiten sicher nicht abgeschlossen. Auf dieser Stufe liegt lediglich eine aus den Bildern beider Augen gebildete Repräsentanz der (optischen) Umwelt vor, die interpretiert und eingeordnet: aufgelöst werden muss. Das ge-

schieht in nachgeschalteten Verarbeitungsebenen.
Auch die folgenden Ebenen teilen eine Eigenschaft des von uns untersuchten Systems: Miteinander unvereinbare Informationen können nicht gleichzeitig bewusst sein (vgl. Anmerkung A 34: Wechsel beim Necker-Würfel, u.ä.).

.5.3 SELFRIDGE (1959) lieferte mit seinem 'Pandemonium' ein Modell für die Mustererkennungsoperation. Das Pandemonium besteht aus einer Hierarchie von aufeinander folgenden Musterverarbeitungsebenen. Die jeweils 'höhere' Ebene berücksichtigt in jedem Falle nur einen Ausgang der vorgeschalteten Ebene, und zwar den stärksten. Entsprechend könnte auch im visuellen Cortex durch laterale Inhibition jeweils eine Information (d.h. ein Kanal) ausgewählt werden (Anmerkung A 30). Jede der Ebenen könnte als 'cell assembly' realisiert sein (vgl. BRAITENBERG, 1978; PALM & BRAITENBERG, 1979 und Anmerkung A 28). Dabei bestünde die Hemmung in einer Schwellenkontrolle am Ausgang der 'cell assembly'.

.5.4 Über den Mechanismus der Mustererkennung sind zur Zeit nur Spekulationen möglich.
Aber auch bei den von uns untersuchten Effekten bleiben einige Fragen offen.
So wäre es interessant zu wissen, was nach der Fusion geschieht. Ist die Verrechnung der Helligkeiten beider Augen abhängig vom Ortsfrequenzgehalt der fusionierten Muster?

Und auf welche Art entsteht die 'anomale Sehrichtungsgemeinschaft' (vgl. 9.1.1); wie können Merkmalseingänge von normalerweise voneinander unabhängigen Netzhautorten miteinander interagieren?
Vor allem aber ist uns unklar, warum foveal oft keine Löschung erfolgt: denn binokularer Wettstreit ist wohl auslösbar. Adaptiert also foveal die hemmende Einkoppelung nur dann, wenn im Konkurrenzkanal tatsächlich ein Muster übertragen wird? Oder sind die Löschfelder so klein, dass man die Löschung eines kleinen Bereiches oft nicht bemerkt? Oder beruhen binokularer Wettstreit und Löschphänomen etwa

doch auf (teilweise) unterschiedlichen Mechanismen?

8.5.5 Unsere Versuche zeigten, dass der Randeffekt und wohl auch ein Grossteil des visuellen Wettstreits relativ peripher im visuellen Cortex entsteht, 'vor' den Ebenen von Bewegungsdetektion, vernier acuity und Gestaltswahrnehmung (soweit man von serieller und nicht paralleler Informationsverarbeitung im Nervensystem ausgeht).
Die gleicher Auswahl-Schaltung, die für die Dominanz scharf abgebildeter über unscharfe Konturen sorgt (vgl. 7.4), ist vermutlich auch Ursache der meisten Wechselphänomene. Wie jedoch der Necker-Würfel und der Figur-Grund Wechsel zeigen, ist Wechsel auf verschiedenen Ebenen der Informationsverarbeitung möglich. Alle Formen könnten jedoch auf grundsätzlich gleichen Mechanismen beruhen: durch laterale Inhibition bewirkte Auswahl des lokal stärksten (bei unseren Versuchen: konturreichsten) Muster-Komplexes und mehr oder weniger schnelle Ermüdung der Inhibition.
Wir sind uns bewusst, dass die Überlegungen und Interpretationen dieses Abschnittes nur unvollständig durch bisher vorliegende empirische Befunde gesichert werden. Weitere Experimente, beispielsweise neurophysiologischer Art, könnten grössere Klarheit bringen. Wir selbst haben eine Überprüfung unserer Modellvorstellung dadurch versucht, dass wir ihre Implikationen für Strabismus und Normalsehen abgeleitet haben und die sich ergebenden Folgerungen auf ihre Richtigkeit prüften. Die Ergebnisse werden im nächsten Abschnitt dargestellt.

9 IMPLIKATIONEN FÜR DIE PHYSIOLOGIE UND DIE PATHOPHYSIOLOGIE DES SEHENS

9.1 ANISOMETROPIE, AMBLYOPIE UND STRABISMUS

Wir haben festgestellt, dass scharf abgebildete über unscharfe Konturen dominieren, wenn sie auf korrespondierende Netzhautbezirke beider Augen fallen. Die Experimente stellten jedoch kurzdauernde Ausnahmesituationen dar.

Anisometropie (unterschiedliche Brechkraft beider Augen) und Strabismus ('Schielen') dagegen stellen Zustände dar, bei denen permanent nicht fusionierbare Muster auf korrespondierende Netzhautareale fallen, bzw. ein Auge dauernd unscharf sieht. Auch auf diese pathologischen 'Sehweisen' sollte unser Modell anwendbar sein.

9.1.1 Strabismus

Unter Strabismus versteht man eine Fehlstellung der Augen, bei der sich die visuellen Achsen beider Augen nicht im Fixierpunkt schneiden, sondern davor (strabismus convergens) oder überhaupt nicht (strabismus divergens). Daneben findet man vertikale Abweichungen (strabismus deorsumvergens/ sursumvergens) und Rotations-Strabismus.
Die Ursachen liegen vor allem in Erkrankungen der äusseren Augenmuskeln oder deren Innervation und, noch häufiger: in Störungen der binokularen Interaktionen (Fusion).
Es existieren zwei grundsätzlich verschiedene Arten von Strabismus: solche, bei denen wie bei Normalsichtigen identische Netzhautareale miteinander kombiniert werden (= normale Sehrichtungsgemeinschaft) und andere, bei denen Informationen von nicht identischen Bezirken beider Retinae gegeneinander verrechnet werden (= anomale Korrespondenz).
Im letzteren Falle kann die Verschiebung der retinalen Korrespondenz den Vergenzwinkel der optischen Achsen gerade ausgleichen, sodass abbildungsgleiche Bezirke miteinander kombiniert werden (= harmonisch-anomale Netzhautkorrespon-

denz). Die beiden Abweichungen können jedoch auch verschieden gross sein (= disharmonisch-anomale Netzhautkorrespondenz).

Bei allen Arten von anomaler Netzhautkorrespondenz ist aber - unter geeigneten Versuchsbedingungen - die normale Korrespondenz nachweisbar. Bei der anomalen Korrespondenz finden sich im binokularen Gesichtsfeld regelmässig Bezirke, in denen nur eines der Augen zum Sehen benutzt wird: 'Skotome' (Anmerkung A 37). Diese Hemmungsskotome können entweder nur beim binokularen Sehen auftreten oder auch monokular in Erscheinung treten (s.u. Amblyopie). Betroffen sind besonders diejenigen Retinabereiche, die abbildungsgleich mit der contralateralen Fovea sind. Bei der normalen Korrespondenz schliesst in aller Regel das führende Auge Teile des Gesichtsfeldes des contralateralen Auges von der zentralen Verarbeitung aus: Es kann Amblyopie dieses Auges resultieren (HARMS, 1938, S. 190 f).

Ob beim Strabismus Doppelbilder auftreten (Diplopie) oder nicht, ist weitgehend abhängig vom Lebensalter, in dem der Strabismus entsteht. Allgemein ist bei jenseits des 6. Lebensjahres entstehendem Schielen die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Doppelbildern stark erhöht.

Die Ursache für das Entstehen des Strabismus ist nicht völlig geklärt. Ein Erklärungsmodell nimmt an, dass zur Entstehung eines manifesten Strabismus zwei Faktoren zusammenwirken: eine Neigung, einen Divergenzwinkel zwischen beiden Augen einzustellen (-Phorie) bei gleichzeitiger Schwäche der (binokularen) Fusionsmechanismen. In unserem Zusammenhang scheint es wichtig, dass uniokularer Strabismus - d.h. Strabismus mit einem führenden und einem abweichenden Auge - fast ausschliesslich bei Anisometropie entsteht, d.h. wenn das Bild eines der Augen (des abweichenden) unscharf ist. Sind beide Augen emmetrop, dann ist alternierendes Schielen häufiger: Der Patient kann (abwechselnd) mit beiden Augen fixieren.

9.1.2 Modell der durch Strabismus bedingten neuronalen Veränderungen

Im Lichte unserer Modellvorstellung entstehen die beim Strabismus zu beobachtenden 'Skotome' durch eben den Mechanismus, der auch die Konturendominanz (samt dichoptischem Randeffekt) und den binokularen Wettstreit bewirkt: Aufgrund der wechselseitigen Hemmung der Kanäle beider Augen wird das schielende Auge, bzw. jeweils dasjenige mit der schlechteren Abbildung oder mit dem schlechteren Auflösungsvermögen unterdrückt.
Diese Unterdrückung kann funktionell sein (= nur binokular nachweisbar), aber auch 'strukturell', d.h. permanent werden (monokular nachweisbares Skotom) (vgl. HARMS, 1938).

Die anomale Sehrichtungsgemeinschaft (Korrespondenz), die bei früh auftretendem Strabismus entsteht, beruht vermutlich auf einer Kombination der visuellen Information in relativ 'hohen' Verarbeitungsebenen des Cortex. Darauf weisen das gleichzeitige Bestehen der normalen Korrespondenz und die 'Minderwertigkeit' der anomalen Korrespondenz hin (HARMS, 1938, S. 150). Diese Minderwertigkeit zeigt sich beispielsweise in einem stark verminderten, bzw. fehlenden stereoskopischen Tiefeneindruck. (Hier muss aber auch berücksichtigt werden, dass bei Vorliegen einer anomalen Korrespondenz Netzhautorte unterschiedlichen Auflösungsvermögens miteinander kombiniert werden (vgl. auch v. NOORDEN, 1973). Dem entspricht die starke Verminderung binokular beeinflussbarer Zellen, die HUBEL und WIESEL (1965 b) in Area 17 von Katzen feststellen konnten, wenn diese an (experimentell erzeugtem) Schielen litten. Ähnliche Ergebnisse konnten HUBEL und WIESEL (1963) durch Verschliessen eines der Augen bei der Geburt erreichen, nicht jedoch durch Verschliessen beider Augen (WIESEL und HUBEL, 1965; vgl. auch GAREY, 1979) (Anmerkung A 38).
Aus der drastischen Verminderung binokularer Zellen wird die Stereoblindheit verständlich, die mit früh aufgetretenem Strabismus verbunden ist (RICHARDS, 1970 a), ebenso

die Verminderung des interoculären Transfers von Nacheffekten (mithin Adaptationsvorgängen) (HOHMANN & CREUTZFELDT, 1975). Strabismus verhindert binokulare (bzw. dichoptische) Summation von Form-Information (WILLIAMS, 1974; vgl. auch HESS & JACOBS, 1978; HESS & BRADLEY, 1980). WILLIAMS führt dies auf Hemmung des nicht-dominanten Auges durch das dominante Auge zurück.
Die Hemmung dürfte cortikaler Natur sein, weil erst in der Sehrinde die beiden Sehbahnen miteinander kombiniert werden. Intracortikale Inhibition wurde mehrfach beschrieben (vgl. z.B. CREUTZFELDT et al., 1974; HESS et al., 1975). Die cortikal entstandene Hemmung könnte jedoch durch Efferenzen periphere Ebenen (Corpus geniculatum, Retina) beeinflussen.

So fanden SINGER (1970) und SINGER und SCHMIELAU (1976) mit elektrophysiologischen Methoden inhibitorische Einflüsse des Cortex auf den lateralen Kniehöcker (LGN). NIIMI et al. (1972) konten histologisch entsprechende Projektionen nachweisen. (Daneben werden bahnende Effekte beschrieben (LINDSLEY et al., 1967)).
Auch während der (ontogenetischen) Entwicklung spielt die gleichzeitige binokulare Stimulierung korrespondierender Netzhautbezirke eine entscheidende Rolle. GUILLERY und STELZNER (1970), GUILLERY (1972), SHERMAN (1973) und SHERMAN, WILSON und GUILLERY (1974) fanden bei monokularer Deprivation histologisch nachweisbare Veränderungen im lateralen Kniehöcker (LGN), die sie als Ergebnis von binokularem Wettstreit um Zielzellen deuteten.
HARMS (1938) glaubte durch Registrierung der Pupillomotorik Hinweise darauf zu erhalten, dass die Skotome bereits retinal - vermutlich durch Hemmung auf der Ebene der Ganglienzellen - entständen. HARMS selbst fand allerdings später (1964), dass die Pupillomotorik nicht als Indikator verwendet werden kann, da sie z.T. cortikal bedingt ist - was 1938 nicht bekannt war.
HARWERTH & LEVI (1977) fanden bei anisometropischer Amblyopie Indizien für veränderte inhibitorische Verschaltungen zwischen 'Rot' und 'Grün'-Rezeptoren, was ebenfalls für die

Existenz von auch retinalen Hemmungsvorgängen spricht.

Aufgrund unserer Ergebnisse müssen wir vermuten, dass eine eventuell vorhandene retinale Hemmung durch Efferenzen aus dem Cortex bzw. dem LGN gesteuert wird.

9.1.3 Amblyopie

Unter Schiel-Amblyopie versteht man die herabgesetzte Sehkraft eines Auges bei Schielenden, wenn keine Retinaabnormität oder Erkrankung der afferenten Sehbahn festgestellt werden kann, die den Defekt verursachen könnte. Uns interessiert hier nur die 'Amblyopia ex anopsia', d.h. die Amblyopie-Form, die durch sensorische Deprivation eines Auges oder durch Strabismus entsteht. Wir interpretieren sie als strukturell gewordene Hemmung des abweichenden durch das führende Auge. Gleicher Ansicht sind HARMS (1938, S. 201), der von einer Hemmungsamblyopie spricht und auf den Zusammenhang mit dem binokularen Wettstreit hinweist (1938, S. 198) und DUKE-ELDER (1973, S. 292): "It is certainly true that strabismic amblyopia follows a process of suppression" (Anmerkung A 39).
Aufgrund der permanenten Hemmung sinkt auch für monokulare Prüfung die Sehschärfe des amblyopen Auges (AULHORN & LICHTENBERG, 1971), d.h. das Formsehen ist verschlechtert. Die Helligkeitswahrnehmung ist angeblich weniger stark gestört (WALD & BURIAN, 1944) (vgl. jedoch HARMS, 1964). Diese Dissoziation von Formsehen und Helligkeitswahrnehmung könnte auf verminderter lateraler Inhibition in der Retina beruhen, denn dadurch wird nur die Sehschärfe herabgesetzt, nicht jedoch die Helligkeitsdetektion. Hinweise für diese Annahme liefern die von MILLER (1955), LAWWILL, MEUR und HOWARD (1973) und von FLYNN (1967) gefundene vergrösserte räumliche Summation in der Fovea, die verstärkte Kontur-Interaktion (FLOM, WEYMOUTH & KAHNEMAN, 1963) und die herabgesetzte Kontrastempfindlichkeit (LAWWILL & BURIAN, 1966) im amblyopen Auge. Eine alternative Erklärung könnte eine Beeinträchtigung der Kanäle annehmen, die hohe Ortsfrequenzen

übertragen, während die Kanäle für niedrige Frequenzen ungestört bleiben.
Während WALD und BURIAN (1944) (s.o.) nur eine geringfügige Veränderung der Differenzschwellen für Intensitäten fanden, berichten andere Untersucher eine deutlicher verminderte Sensibilität für Intensitätsdifferenzen (MILLER, 1955; GROSVENOR, 1957; HARWERTH & LEVI, 1977; mit Einschränkungen auch AULHORN & LICHTENBERG, 1971) im amblyopen Auge.
Bezüglich der anatomischen Lokalisation der Amblyopie-Ursache im Nervensystem gilt das oben für die Skotome Gesagte.

9.1.4 Binokulare Inhibition bei weiteren ophthalmologischen Krankheitsbildern

Einseitiger Astigmatismus, Anisometropie, Trübung der brechenden Medien und Netzhautablösungen stellen Beispiele für weitere Erkrankungen dar, bei denen die Augen unterschiedlich stark zur bewussten Wahrnehmung beitragen.

Während bei Anisometropie und bei Astigmatismus die Sehschärfe eines Auges insgesamt oder für Konturen einer bestimmten Orientierung (Konturenlage) herabgesetzt ist, fehlen bei Netzhautablösungen Teile des Gesichtsfeldes eines Auges ganz (= Skotome). Bei korrigierter stärkerer Anisometropie ist eine Fusion der Bilder beider Augen wegen der unterschiedlichen Grösse der fovealen Bilder (Aniseikonie) unmöglich.
Nach IKEDA und WRIGHT (1972, 1974) und IKEDA (1979) führen einseitige Brechungsfehler zu Amblyopie wegen 'funktioneller Degeneration afferenter Bahnen', vermutlich zum Teil auf dem Ganglienzellniveau und im Corpus geniculatum laterale. Die Ursache könnte im Mangel an fusionierbaren Bildern während der frühen Entwicklung zu suchen sein. Neben retinalen Faktoren (defocussierte Bilder stellen nicht den optimalen Reiz für die Ganglienzellen dar) würden wir hier ebenfalls einen Einfluss cortikaler Hemmung vermuten (Anmerkung A 40).

Auch bei Netzhautdegeneration und-blutungen sowie Schäden der Sehbahn kann in den betroffenen Bereichen der erkrankten Seite kein scharfes Bild der Umwelt erzeugt werden. Die von diesen Abschnitten stammende Bildinformation würde bei Verrechnung mit den korrespondierenden Punkten des contralateralen Auges stören und wird daher eliminiert. Die Dominanz scharf abgebildeter Konturen könnte im Überlappungsbereich beider Augen für die Wegschaltung des unscharfen Bildes und für die unbemerkte Ausfüllung des Defektbereiches durch das contralaterale Netzhautbild sorgen. Ausserhalb des Überlappungsbereiches auftretende Skotome sowie überlappende Skotome beider Augen können durch das Filling-in-Phänomen (GERRITS & TIMMERMANN, 1969; GASSEL & WILLIAMS, 1963; WALLS, 1954) ausgefüllt werden.
Als eine Form der Darbietung ungleicher Bilder auf korrespondierenden Netzhautarealen kann man auch das Mikroskopieren mit einem monokularen Tubus auffassen: dabei ist die Abbildung im nicht durch das Mikroskop blickenden Auge unscharf während diejenige des anderen Auges scharf ist. Die Dominanz scharfer Konturen könnte - neben der fehlenden Aufmerksamkeit - für die Unterdrückung dieses Retinabildes verantwortlich sein. Entsprechendes gilt für die Untersuchung mit dem Augen- oder Ohrenspiegel.

.1.5 Implikationen für die Strabismus-Therapie

Die Therapie der Wahl besteht bei der Mehrzahl der Patienten mit manifestem Schielen (strabismus concomitans) in frühestmöglichen Okklusionsbehandlung (= Verdecken des 'guten' Auges) und in der Korrektur einer meist vorhandenen Hypermetropie oder Anisometropie.
Dadurch soll die dauernde Hemmung des schwächeren Auges durch das führende Auge verhindert werden. Ausserdem soll der Herausbildung einer anomalen Sehrichtungsgemeinschaft vorgebeugt werden bzw. eine bestehende anomale Korrespondenz zurückgebildet werden.
Besonders zwei unserer Versuchsergebnisse sind in diesem

Zusammenhang von Interesse:
a) Scharfe Abbildungen in einem Auge üben, solange sie nicht fusioniert werden können, eine sehr viel stärkere Hemmung auf die Bilder der Gegenseite aus, als dies unscharfe Muster können.
b) Unscharfe Muster können mit scharfen Abbildungen fusioniert werden. Die Fusion wird aktiv (durch Augenbewegung) angestrebt.
Wendet man diese Befunde auf die Behandlung des Schielens an, dann liefern sie eine theoretische Grundlage für die als Penalisation bezeichnete Strabismus-Therapie. Bei dieser Behandlung ersetzt man die Okklusion durch eine starke Linse vor dem führenden Auge. Das Bild in diesem Auge ist dann unscharf und deshalb wird das abweichende Auge zur Wahrnehmung verwendet.
Da aber weiterhin ein - wenngleich unscharfes - Bild der Aussenwelt in das führende Auge gelangt, wird die Fusion weiterhin angestrebt und günstigenfalls erreicht. Es wird nicht - wie bei der Okklusion - ein Auge vollständig abgeschaltet!

9.2 BINOKULARES EINFACHSEHEN

Da der Horopter der geometrische Ort für alle Punkte ist, die auf korrespondierenden Stellen beider Netzhäute abgebildet werden, hängt der Verlauf der Horopterfläche von dem Vergenzwinkel zwischen den Augen ab. Jeder Vergenzwinkel ist normalerweise mit einer bestimmten Akkommodation verbunden, so daß die Fixationsebene etwa mit der Horopterfläche zusammenfällt: Dort befindliche Sehobjekte werden sowohl einfach als auch scharf gesehen. Mit wachsendem Abstand von der Fixationsebene werden Gegenstände zunehmend unscharf abgebildet.
Objekte, die sich nicht auf dem Horopter befinden, entwerfen Bilder, die nicht auf Deckpunkten beider Retinae liegen. Ein Gegenstand, der sich im Sehraum vor dem Horopter befindet (der also in der Regel unscharf abgebildet wird), fällt oft zumindest teilweise auf Retinapunkte, deren Deckpunkte im contralateralen Auge von Objekten auf dem Horopter 'affiziert' werden (vgl. Abb.9.1). Wir haben auf Grund unserer Versuche festgestellt, daß scharf abgebildete Konturen (= solche mit hohen Ortsfrequenzen) über unscharfe Muster (= solche aus niedrigen Ortsfrequenzen) dominieren. Das bedeutet, daß im oben beschriebenen Fall das Bild des auf dem Horopter befindlichen Gegenstandes das auf Deckpunkten liegende Bild des vor dem Horopter befindlichen Sehdinges unterdrücken wird, und zwar teilweise auf Grund von dessen Unschärfe.

9.2.1 'Neuronale Elimination visueller Hindernisse'

Ein vor dem Horopter befindliches Sehding stellt auch die Nase und das Gestell einer Brille dar (falls man eine trägt).
Sogar die Bereiche der Retina, auf die das Bild der Nase beim Geradeaus-Sehen fällt, haben zum Teil noch ein recht gutes Auflösungsvermögen. Blickt man zur Seite, dann wandert das Bild der Nase oft bis zur Fovea centralis, in den

Bereich des schärfsten Sehens. Trotzdem macht sich die dadurch bedingte Verlegung des Blickfeldes eines der Augen in der Regel nicht störend bemerkbar; selbst wenn man seitlich in ein dunkles Zimmer schaut und die Nase vom Fenster her beleuchtet wird - wodurch sie wesentlich heller ist als die Gegenstände, die man fixiert.
Zwar spielt hier die Aufmerksamkeit eine nicht unbedeutende Rolle: es interessiert ja der fixierte Gegenstand, nicht irgendwelche Teile der eigenen Augenumrandung. Doch selbst wenn man die Aufmerksamkeit auf die Nase richtet, während man weiterhin den Gegenstand im Hintergrund fixiert (also die Aufmerksamkeit von der Stelle des schärfsten Sehens abzieht, was bis zu einem gewissen Grad möglich ist), dominiert in der Wahrnehmung weiterhin das scharf abgebildete Objekt. Der Versuch, durch Nah-Akkommodation die Nasenseite betrachten zu wollen, schlägt fehl: Das Bild der Nase ist weiterhin zu unscharf. Erst Schielen oder Schließen des anderen Auges bringt den gewünschten Erfolg: Man sieht eine zwar unscharfe, aber 'solide' Nase (Anmerkung A 41).

Unser Modell würde diesen Befund dahingehend interpretieren, daß erst Entzug aller Konturen (= Lidschluß) oder Darbietung etwa ebenso unscharfer Konturen (= Schielen) im Gegenauge das Bild der Nase bewußt werden läßt.
Weniger unscharf als Nase und Brille erscheint der Rahmen eines Fensters, durch das man hinausblickt. Trotzdem wird man feststellen, daß unwillkürlich die 'Vereinigungsmenge' (A_L v A_R) der von beiden Augen gesehenen Gegenstände draussen wahrgenommen wird: sowohl der nur vom rechten Auge gesehene Baum, der dem linken Auge durch die Wand verdeckt ist, als auch jene Haustür, die das linke Auge noch sieht, während für das rechte der Fensterrahmen dazwischen getreten ist. Dabei leidet die Bildqualität jener nur von einem Auge gesehenen Abschnitte der Fixationsebene nicht dadurch, daß die korrespondierenden Areale des anderen Auges von der Wand oder von anderen davor befindlichen Sehdingen 'affiziert' werden (Anmerkung A 42). Wir würden auch hier einen Einfluß der Aufmerksamkeit (im Sinne eines 'selek-

tiven Sehens') zugestehen, sind jedoch davon überzeugt, dass den 'höheren psychischen Funktionen' in diesem Falle schon von relativ peripheren Ebenen Vorarbeit geleistet wird; zumal sich diese Befunde mit unseren Versuchsergebnissen decken: Wir fanden, dass sich das binokulare Gesichtsfeld aus den scharf abgebildeten Konturen beider Augen zusammensetzt (vgl. 7.4); und Randeffekt und Musterwettstreit entstehen ohne Zutun der Aufmerksamkeit, ja auch gegen sie.

9.2.2 Doppelbilder und Konturendominanz

Man könnte die beiden oben gegebenen Beispiele dergestalt zusammenfassen, dass der Mechanismus der Dominanz scharf abgebildeter Konturen dazu führt, dass bereits auf einer relativ peripheren Ebene (d.h. zu einem 'frühen' Zeitpunkt im Verlaufe der Mustererkennungsoperation) aufgrund physikalisch fassbarer Kriterien entschieden wird, welches von zwei Mustern bewusst wahrgenommen wird. Durch diese Entscheidung für scharf abgebildete Konturen wird die aus den Bildern beider Augen kombinierte binokulare Wahrnehmung oft einen grösseren Anteil der im Horopter liegenden Objekte wahrnehmen als jedes der Augen alleine, was wir im folgenden als Horoptermaximierung bezeichnen wollen.(Abb. 9.1) Die Horoptermaximierung durch einen unbewusst ablaufenden (automatischen) Mechanismus stellt einen der Vorteile dar, die das Tier durch die Existenz getrennter Ortsfrequenzkanäle hat.
Entsprechend wird die subjektiv wahrgenommene Ausdehnung von Objekten vor dem Horopter vermindert. Sind die Objekte breiter als der Augenabstand und fallen ihre Bilder teilweise auf Deckpunkte beider Netzhäute, dann werden die Begrenzungen des Überlappungsbereiches beider Bilder auf einer zyklopischen Retina miteinander kombiniert; der Gegenstand wird auf die Breite reduziert, auf der seine Bilder jeweils beide korrespondierenden Netzhautpunkte beider Augen überdecken, mit anderen Worten: auf den Überlappungsbereich seiner Bilder (Abb. 9.1). (Im folgenden als'Hindernis-Reduktion' bezeichnet.)

Bei Gegenständen, die keinen binokularen Überlappungsbereich aufweisen, führt der gleiche Mechanismus zu dem subjektiven Eindruck der Durchsichtigkeit.

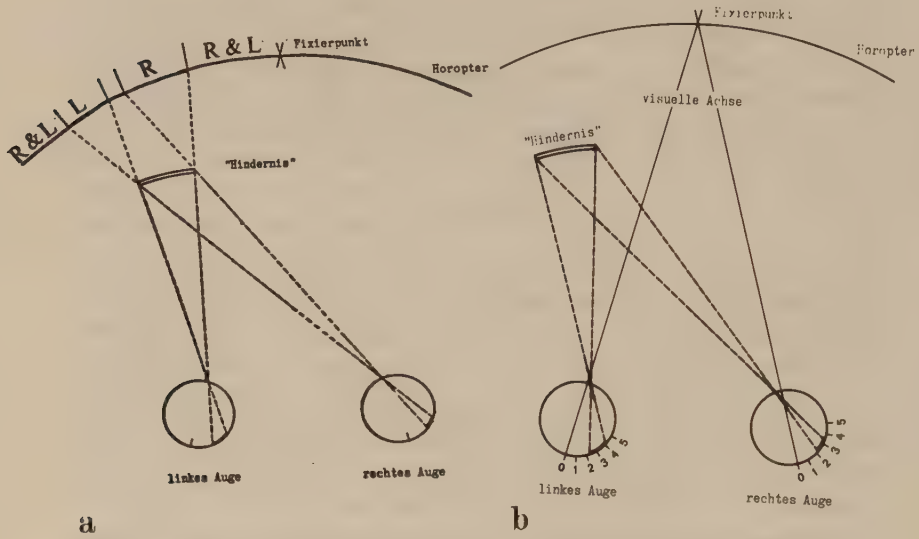


Abb. 9.1 Projektion eines vor dem Horopter liegenden Objektes. a) auf den Horopter ; b) auf die Retina, Überlappungsbereich: ca. 2,2 bis 3,6 (rel. Einheiten)

Dieser Befund kann zur Beantwortung der anfangs (1.1) aufgeworfenen Frage beitragen, warum wir trotz zweier Augen keine Doppelbilder wahrnehmen. Wir sahen, daß alle Objekte, die innerhalb des Panum-Areals liegen, miteinander fusioniert und zu einem einheitlichen Bildeindruck verschmolzen werden. Da außerhalb des Horopters liegende Gegenstände durch den Mechanismus der Konturendominanz auf den Überlappungsbereich ihrer Bilder (auf einer hypothetischen 'binokularen' oder 'zyklopischen' Retina) reduziert werden, können völlig getrennte Doppelbilder überhaupt nur von Objekten erzeugt werden, deren Ausdehnung (in Sehwinkelgrad) geringer ist als ihre binokulare Disparität - denn sonst fallen Teile ihrer Bilder auf Deckpunkte beider Netzhäute. Die binokulare (= stereoskopische) Disparität wächst mit

dem Abstand der Objekte vom Horopter - gleichzeitig aber auch die Unschärfe. Objekte, die auf Grund eines großen Abstandes vom Horopter am ehesten zu Doppelbildern führen könnten, werden auf Grund ihrer erheblichen Unschärfe am besten unterdrückt. Auf Grund der Dominanz scharf abgebildeter Konturen werden diese unscharf abgebildeten Objekte beim normalen Sehen durch Gegenstände auf dem Horopter (genauer: durch deren Bilder) unterdrückt. Zieht man diese Bedingungen in Betracht, dazu die Tatsache, daß zumindest eines der Doppelbilder meist auf der Netzhautperipherie abgebildet wird, folglich auf Grund des geringeren Auflösungsvermögens 'unscharf' aufgelöst wird und daß die Aufmerksamkeit auf den Objekten der Horopterfläche ruht, dann ist das Ausbleiben von Doppelbildern beim normalen Sehen nicht mehr ganz so verwunderlich.
Durch die Dominanz der scharf abgebildeten Konturen wird die subjektive Ausdehnung von unscharf abgebildeten Objekten zugunsten der scharf abgebildeten (u.U. erheblich) reduziert. Da man in der Regel die Gegenstände fixiert, die gerade interessieren, kann die möglichst vollständige und deutliche Abbildung der Objekte auf dem Horopter (bzw. in der Fixationsebene) einen deutlichen Selektionsvorteil (im Darwin'schen Sinne) bedeuten (Anmerkung A 42).

9.2.3 Demonstrationen

Der Mechanismus der Horoptermaximierung und 'Hindernis-Reduktion' dürfte der bekannten , zum Beispiel von BISHOP (1969) beschriebenen 'fliegende-Würstchen'-Täuschung zugrundeliegen: Hält man die beiden Zeigefinger horizontal vor die Augen, so daß sich ihre Spitzen fast berühren,und blickt dabei in die Ferne, dann sieht man ein kurzes Fingerstück mit zwei Nägeln zwischen zwei Fingerstümpfen schweben: die beiden Augen sehen durch die Lücke zwischen den Fingern auf verschiedene Abschnitte der imaginären Horopterfläche. Beide Abschnitte werden wahrgenommen und bringen ihre Umfelder mit in das binokulare Gesichtsfeld ein: in diesem Falle das Bild des Fingernagels.

Eine zweite Demonstration der 'Horoptermaximierung'(und ' Hindernis-Reduktion ') besteht darin, den eigenen Arm horizontal vor das Gesicht zu halten, während man einen entfernten Gegenstand fixiert. Dreht man jetzt den Arm langsam in die Vertikale, kann man beobachten (wobei man weiterhin in die Ferne blicken muß), daß der Arm langsam dünner wird, bis er eine minimale Breite erreicht hat. Setzt man die Drehung weiter fort, dann weisen die Bilder des Armes in beiden Augen keinen 'zyklopischen' Überlappungsbereich mehr auf. Der Arm scheint dann durchsichtig zu sein.

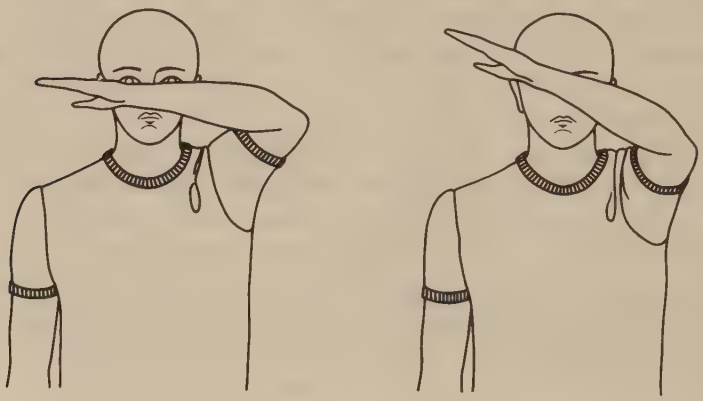


Abb. 9.2 Dreht man den Arm langsam aus der Horizontalen heraus, während man fern-akkommodiert, dann scheint er dünner zu werden.

9.2.4 'Kohärenz'

Daneben trägt zur subjektiven 'Verschmälerung' von vor dem Horopter gelegenen Objekten ein Effekt bei, den man als 'Kohärenz' bezeichnen könnte. Der Überlappungsbereich der Bilder dieser Objekte auf einer zyklopischen Retina wird von der linken Objektgrenze im linken Auge und der rechten Begrenzung des gleichen Objektes im rechten Auge gebildet (Abb. 9.3). Beide Begrenzungen bringen ihre Umfelder auf

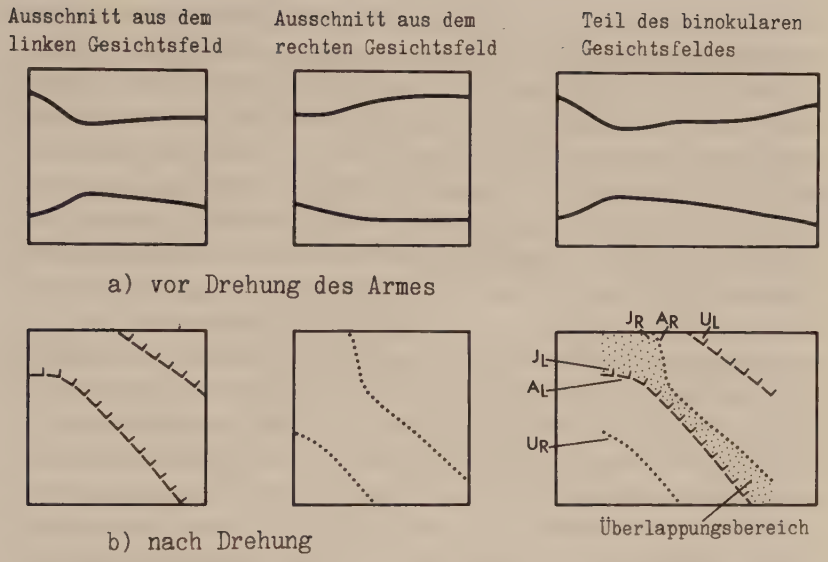


Abb. 9.3 Schematische Darstellung des Arm-Dreh-Versuchs (Abkürzungen vgl. Text)

Grund der Konturendominanz ins gemeinschaftliche Gesichtsfeld ein. Die 'Innenhöfe' (I_L, I_R; d. h. das Innere des Überlappungsbereiches) sind beidseits ähnlich strukturiert. Hier wechseln Anteile des unscharf abgebildeten Armes aus beiden Augen gegeneinander. Diese Anteile sehen in beiden Augen verhältnismäßig ähnlich aus. Dadurch erscheint der Überlappungsbereich relativ stabil.
Anders außerhalb des Überlappungsbereiches: Hier bringt die äußere Begrenzung des Überlappungsbereiches einen Teil der (scharf abgebildeten) Gegenstände des Horopters als Hof ins binokulare Gesichtsfeld ein (A_L, A_R).
Die rechte Objektgrenze aus dem linken Auge (U_L) (bzw. die linke Objektgrenze aus dem rechten Auge (U_R)) befindet sich außerhalb des Überlappungsbereiches. Auch diese Objektbegrenzungen enthalten an den Seiten ihres Hofes, die dem Überlappungsbereich abgewandt sind, Abschnitte des Horopters. Während also im Überlappungsbereich nur verschiede-

ne Anteile des Bildes des Arms miteinander konkurrieren, besteht zwischen U_R und A_L bzw. U_L und A_R eine Konkurrenz zwischen der Begrenzung des Armes(samt Innenhof aus Anteilen des Armes und Außenhof aus Horopteranteilen) einerseits und Gegenständen des Horopters andererseits. Neben der aufgezeigten Dominanz auf Grund der höheren Abbildungsschärfe kommt den Objekten der Fixationsebene außerhalb des Überlappungsbereiches außerdem zugute, daß sie in den Außenhöfen (A_L, A_R) sämtlicher Hinderniskanten permanent sichtbar sind.
Während also das Auge mit freiem Blick auf Objekte in dem Horopter bei U_R bzw. U_L eine einheitliche, zusammengehörige Struktur wahrnimmt, ist diese Struktur für das andere Auge durch die Außenkontur des Armes unterbrochen. Es ist wahrscheinlich, daß auch auf Grund dieser 'Einheitlichkeit' die unterbrechende Kontur des Armes unterliegt. Auch beim dichoptischen Randkontrast (vgl. § 5) kann man beobachten, daß die Farbe jedes Rechtecks durch die Farbe der drei unbeeinflußten Seiten bestimmt wird und das Umfeld der vierten, das induzierende Feld begrenzenden nur als Hof wahrgenommen wird. Ein weiterer Hinweis darauf, daß bei der binokularen Inhibition ein Faktor wie Kohärenz eine Rolle spielen kann, liegt in dem Befund, daß beim binokularen Musterwettstreit ähnliche (zueinander passende?) Anteile beider Augen synchron wechseln können (vgl.3.2.5). Der Einfluss der Kohärenz von Sehobjekten dürfte vor allem wichtig sein, wenn man den Effekt vor homogenem Hintergrund (z.B. blauem Himmel) oder durch sehr kleine Lochblenden (d.h. mit sehr großer Schärfentiefe) beobachtet.
Der blaue Himmel eignet sich auch gut zur Demonstration der in 5.4.6 beschriebenen Farbhöfe: Hält man beispielsweise während der oben beschriebenen Drehung des Armes (oder bei der 'fliegenden-Würstchen'-Illusion) einen Farbfilter (z.B. rot) vor eines der Augen, dann erscheint eine Hälfte des Himmels blau, während die andere rot erscheint. Entsprechendes gilt für die 'fliegenden Würstchen': fixiert man abwechselnd einen der Zwischenräume, dann wechselt bei je-

dem Hin- und Herblicken die Farbe des Zwischenraumes: einer ist deutlich blau während der andere die Färbung des Filterglases aufweist.
Das binokulare Gesichtsfeld ist also mosaikartig aus Teilen zusammengesetzt, in denen je eines der Augen dominiert und anderen, in denen die Fusion beider Bildeindrücke stattfindet und stereoskopisches Sehen möglich ist.
Das entscheidende Kriterium scheint dabei in einer möglichst deutlichen und vollständigen Wahrnehmung der im Horopter liegenden Gegenstände zu liegen.
Mehrere, teilweise recht unterschiedliche Mechanismen tragen zur Erreichung dieses Zieles bei:
1) Eine Tendenz, bekannte Bilder möglichst vollständig zu perzipieren (oben als'Kohärenz'bezeichnet). Diese Tendenz ist gesteuert von einer 'intellektuellen Interpretation' der Netzhautbilder, die auch den Bezug zur Umgebung herstellt. Sie ist sicherlich die Leistung 'höherer' Ebenen des Cortex und trägt dazu bei, dass Abschnitte der im Horopter liegenden Objekte, die nur monokular gesehen werden, an die binokular sichtbaren Abschnitte angefügt werden.
2) Eine Fähigkeit, die als 'selektives Sehen' bezeichnet werden kann und die der Aufmerksamkeit unterliegt: man kann sich auf bestimmte Objekte konzentrieren. Auch diese Fähigkeit ist sicher an höhere Cortexareale gebunden.
3) Die Dominanz scharf abgebildeter Konturen über unscharfe Konturen. Dieser in der vorliegenden Arbeit untersuchte Faktor kann schon relativ früh im Verlaufe der Mustererkennungsoperation einwirken, da er physikalisch einfach definierbare Kriterien verwendet und nicht auf eine vorangehende 'intellektuelle Interpretation' angewiesen ist.
Wir halten diesen Mechanismus für äusserst nützlich und glauben, dass er noch wichtiger ist als der zweite der oben angeführten: die Aufmerksamkeit.

10 ZUSAMMENFASSUNG

Wir befassten uns mit der Frage, was an jenen Orten des Gesichtsfeldes geschieht, an denen die Bilder beider Augen nicht fusioniert werden können, da eine zu hohe Querdisparation vorliegt und verschiedenartige Konturen auf korrespondierende Netzhautbereiche fallen.
Je nach Art der Reize sind zwei Fälle zu unterscheiden: Sehen beide Augen Konturen etwa gleicher Schärfe (= gleichen Ortsfrequenzgehaltes), dann werden die Muster abwechselnd wahrgenommen (binokularer Musterwettstreit). Konkurriert dagegen eine Kontur in einem Auge mit einer homogenen Fläche im anderen, dann wird durchgehend die Kontur gesehen (Konturendominanz).
Wir vermuteten, dass unscharf abgebildete Muster (entsprechend ihrem Ortsfrequenzgehalt) eine Wirkung aufweisen sollten, die zwischen derjenigen einer scharf abgebildeten Kontur und der einer homogenen Fläche liegt (Dominanz scharf abgebildeter Konturen).
Zur Überprüfung dieser Hypothese untersuchten wir den Einfluss von Unschärfe auf das Wechselverhältnis zwischen Konturen. Die Ergebnisse bestätigten unsere Annahme. Um die inhibitorischen Wechselwirkungen besser kennenzulernen, die der Unterdrückung zugrunde liegen, haben wir den Einfluss von Orientierung, Schnittwinkel und Musterkontrast auf den binokularen Wettstreit untersucht (§3). Die räumliche Ausdehnung der binokularen Hemmung konnte gemessen werden durch Untersuchung der Löschfeldgrösse (§4), der Ausdehnung des dichoptischen Randeffektes (§5) und der Weite der dichoptischen Suppression (§6). Die Vermessung des dichoptischen Randeffektes (§5) erbrachte Aufschluss darüber, wie die binokulare Inhibition von Intensität, Kontrast und Ausdehnung der Muster abhängt. Das Verschwinden des Randeffektes (=Disinhibition) bei Fusion gab darüberhinaus Hinweise auf den Effekt der Fusionsoperation.
Wir fanden, dass bei der Bildung des binokularen Gesichtsfeldes die scharf abgebildeten Konturen maximiert werden: wo

immer ein Auge eine deutliche Kontur sieht, während auf korrespondierende Netzhautbezirke des contralateralen Auges unscharfe Konturen fallen, wird lokal jeweils der Eindruck desjenigen Auges verwertet, auf dessen Netzhaut die scharf abgebildete Kontur liegt. Das binokulare Gesichtsfeld ist somit mosaikartig zusammengesetzt aus Bereichen,in denen beide Augen zur Wahrnehmung beitragen (Fusion mit der Möglichkeit der Stereoskopie) und anderen,in denen jeweils ein Auge dominiert. Die Ausdehnung dieser Bereiche wurde gemessen: Konturenkombination (§7). Sie ist deutlich geringer als die Weite der binokularen Hemmung.

Zur Interpretation der Versuchsergebnisse schlagen wir ein Modell vor, das von der Existenz primär unabhängiger Verarbeitungswege für verschiedene Ortsfrequenzen und Orientierungen ausgeht: Die einzelnen Kanäle sprechen auf unterschiedliche Konturen an; homogene Flächen werden dagegen vernachlässigt. Binokularer Wettstreit, Löschphänomen, dichoptischer Randeffekt und dichoptische Suppression sollen durch laterale Inhibition dieser Ortsfrequenz- und Orientierungskanäle aufeinander entstehen.

Wendet man das MOdell auf die Pathophysiologie des Sehens an, dann lassen sich durch Strabismus oder Anisometropie verursachte Amblyopien als Wirkungen der untersuchten Hemmung interpretieren. Auch das Nicht-Bemerken von Skotomen unterschiedlicher Genese dürfte z.T. auf der Dominanz scharf abgebildeter Konturen beruhen.

Beim Normalsehen sorgt die Dominanz scharfer Konturen für eine 'Maximierung der wahrgenommenen Horopterfläche': Wo immer eines der Augen ungehinderte Sicht auf die Objekte im Horopter hat, werden diese im binokularen Gesichtsfeld wahrgenommen - und nicht die davor liegenden 'Hindernisse'. Hindernisse unterliegen - vor allem aufgrund ihrer Unschärfe - bei der Konkurrenz gegen scharf abgebildete Muster und werden aus der bewussten Wahrnehmung eliminiert. Ihre Ausdehnung wird solcherart auf den Überlappungsbereich ihrer retinalen Projektionen auf einer 'zyklopischen' Retina reduziert; existiert ein solcher nicht, dann erscheinen sie durchsichtig.

Der gleiche Mechanismus trägt auch zum Ausschluss der eigenen Nase aus der bewussten Wahrnehmung und zur Vermeidung von Doppelbildern bei.
Obwohl beim Prozess der Horoptermaximierung auch anderen Faktoren wie der Aufmerksamkeit eine gewisse Rolle zukommt (denn wir interessieren uns in der Regel für die Objekte, die wir fixieren), zeigen unsere Versuche deutlich, dass bereits relativ weit 'peripher' im Verlaufe der visuellen Musterverarbeitung eine Auswahl erfolgt, die von der Abbildungsschärfe der Muster abhängt und die der Aufmerksamkeit nicht unterliegt: Es ist nicht möglich, durch Aufmerksamkeitsverlagerung die Konturendominanz oder den dichoptischen Randeffekt zu beseitigen.
So wird ein binokulares Gesichtsfeld gebildet, das sich mosaikartig aus Anteilen der Gesichtsfelder beider Augen zusammensetzt. Dabei werden jeweils die Anteile jedes Netzhautbildes ausgewählt, die für das Individuum wichtige Informationen enthalten. Die Auswahl erfolgt aufgrund relativ 'einfacher' physikalisch fassbarer Parameter und erfordert keine vorangehende Aufschlüsselung des 'Inhaltes' der Information. Störungen, die von vor dem Horopter liegenden Objekten ausgehen, können durch diese selektive Kombination teilweise eliminiert werden- was einen deutlichen (Selektions-)Vorteil gegenüber einer blossen Überlagerung darstellt.

1 ANMERKUNGEN

A 1) Gegen die These vom permanenten Wechsel zwischen beiden Augen spricht ein Befund, den schon WHEATSTONE (1838) anführt: Werden zwei etwas unterschiedlich grosse Kreise dichoptisch dargeboten, dann stellt die Grösse des wahrgenommenen Musters einen Mittelwert zwischen den Mustern dar. Und zwei um bis 20^{o} gegeneinander rotierte Linien (\,/) (vgl. PANUM, 1858, S. 23) werden dichoptisch zu einem senkrechten, in die Tiefe weisenden Strich kombiniert. Träte hier ein Wechsel zwischen beiden Linien auf, so müsste man ihn unfehlbar bemerken.
Die Fusion wird aktiv gesucht (Vergenzbewegungen der Augen), durch ihr Eintreten kann der Wahrnehmungseindruck verändert werden: im Sinne einer Mittelung zwischen beiden Netzhautbildern. Daneben zeigen die Versuche von CAMPBELL und HOWELL (1972) und insbesondere von DÜRRENHAUS (1975, 1978) (vgl. 3.2.5), dass beim binokularen Wettstreit keineswegs immer ein Wechsel zwischen dem Gesamteindruck eines Auges und dem des anderen Auges auftritt, sondern Musteranteile gleichzeitig sichtbar sein können (und synchron wechseln), die aus verschiedenen Augen stammen.

A 2) Diese Schwellen sind statistisch definiert: als diejenigen Reizgrössen, bei denen der Reiz (oder die Reizänderung) in 50% der Versuche oder von der Hälfte der Versuchspersonen wahrgenommen wird.

A 3) Andererseits kann man Empfindungen nach einer Eigen-Metrik beurteilen, indem man jede Empfindung durch die Anzahl der unterscheidbaren Stufen (= Differenzschwellen) kennzeichnet, die sie über der (Absolut-)Schwelle liegt. Die Eigenmetrik gibt also lediglich die Anzahl der Stufen an, die das in Frage stehende System unterscheiden kann. Da ja Messen immer: Vergleichen mit, Abbilden auf etwas anderem meint (wobei dieses andere: der Maßstab, standarisiert ist, um die Wiederholbarkeit (Reproduzierbarkeit)

der Messung zu gewährleisten), lassen sich zwei Arten von Messungen unterscheiden:
a) Direkter Vergleich mit etwas Gleichartigem (z.B. Längenmessung mittels Massband): um festzustellen, das Wievielfache der definierten Einheit vorliegt (= Eigenmetrik);
b) Messen durch reproduzierbare Zuordnung (= Eichung) zu einer 'Anzeige-Grösse' (z.B. Abstandsmessung mit dem Echolot: Zeitdifferenz als Mass für die Länge einer Strecke)(= Fremdmetrik: Abbildung der Eigenmetrik auf ein physikalisches Kontinuum; es wird der Absolutschwelle und den einzelnen Differenzschwellen jeweils eine definierte physikalische Grösse zugeordnet).
Die Psychophysik arbeitet nach der zweiten Methode: sie misst den Zusammenhang zwischen Reiz und Empfindung und bestimmt gewissermassen die Eichkurven für das jeweils untersuchte Sinnessystem.

A 4) Wird einem Auge für längere Zeit ein Liniengitter einer bestimmten Frequenz und Orientierung geboten, dann ist die Schwelle für die Wahrnehmung eines nach kurzer Unterbrechung gebotenen Gitters gleicher oder ähnlicher Frequenz und Orientierung erhöht. Vermutlich aufgrund von Adaptation ist zum Erkennen des Gitters ein höherer Kontrast zwischen hellen und dunklen Gitterabschnitten nötig. Das gilt bei monokularer Darbietung sowohl für das Auge, dem das Gitter geboten wurde als auch (in geringerem Masse) für das Auge der Gegenseite (CAMPBELL & KULIKOWSKI, 1966; BLAKEMORE & CAMPBELL, 1969; GILINSKY & DOHERTY, 1969; MAUDARBOCUS & RUDDOCK, 1973). Bei gleichzeitiger Darbietung zweier Gittermuster wird die Wahrnehmung eines Gitters nur dann nennenswert gestört, wenn beide Gitter ähnliche Orientierung (CAMPBELL & KULIKOWSKI, 1966) und Ortsfrequenz aufweisen (STROMEYER & JULESZ, 1972; JULESZ & MILLER, 1975; HARMON & JULESZ, 1973).
Dagegen bleibt die Schwelle für Gitter unverändert, die eine wesentlich andere Orientierung oder eine um mindestens den Faktor 2 abweichende Frequenz aufweisen (PANTLE & SEKU-

LER, 1968; CAMPBELL & ROBSON, 1968).
Aus diesen Befunden und dem von CAMPBELL beschriebenen monokularen Wechsel leitete man die Existenz mehrerer voneinander primär unabhängiger Verarbeitungskanäle für Orientierung und Ortsfrequenzen ab.
RUDDOCK und WIGLEY (1976) konnten zeigen, dass durch monokulare Präsentation eines vertikalen Gitters mit einer Ortsfrequenz von ca. 4 Sehwinkelgrad die Adaptation für vom anderen Auge gesehene Gitter stark vermindert wird.
Werden beide Gitter in das gleiche Auge projiziert, dann entfällt die Hemmung der Adaptation - es handelt sich also offenbar um eine binokulare Interaktion. Die Autoren führen den Effekt jedoch ausdrücklich nicht auf den Einfluss des binokularen Wettstreites zwischen den Gittern zurück. Sie verweisen auf BLAKE und FOX (1974), die zeigten, dass die Adaptation an Kontrast und Frequenz eines Gitters auch während der Zeit fortschreitet, während der das betreffende Gitter bei binokularem Wettstreit nicht wahrgenommen wird! (BLAKE und FOX folgerten daraus, dass die neuronale Ebene, auf der binokularer Wettstreit entsteht, hinter derjenigen liegt, auf der die Adaptations-bedingten Nacheffekte entstehen). Es ist jedoch befremdlich, dass BLAKE und FOX ein Fortschreiten der Adaptation während der Darbietung zweier verschiedener Gitter feststellten, RUDDOCK und WIGLEY jedoch ein Ausbleiben der Adaptation unter sehr ähnlichen Versuchsbedingungen (vgl. WALKER & POWELL, 1979). Weitere Untersuchungen müssten ergeben, ob diese Differenzen auf die unterschiedliche Ausrichtung der Gitter oder sonstige Verschiedenheiten zurückzuführen sind oder ob die Versuchsergebnisse teilweise fehlerhaft sind. Es bestehen jedoch offensichtlich (inhibitorische) Interaktionen zwischen den Ortsfrequenzkanälen beider Augen.
CAMPBELL und ROBSON (1968) zeigten, dass die Schwelle für die Detektion eines Gitters nur von der Amplitude seiner Grundschwingung (vgl. Anmerkung A 5) abhängt. Solange die Ortsfrequenzen nicht ihre spezifischen Schwellen erreichen, tragen sie nichts zur Wahrnehmbarkeit des Gitters bei: Es

findet keine unterschwellige Summation statt. Bei Adaptation an ein Rechteckgitter wird sowohl die Schwelle für die fundamentale Fourier-Komponente erhöht als auch für die dritte Oberschwingung (BLAKEMORE & CAMPBELL, 1969). TOLHURST (1972) fand, dass bei hohen Kontrasten die Darbietung mehrerer Frequenzen zur gleichen Zeit die Adaptation verringert. Das deutet auf wechselseitige Hemmung zwischen Grundfrequenz und dritter Oberschwingung hin - anders ausgedrückt: auf laterale Inhibition zwischen verschiedenen Ortsfrequenzkanälen (vgl. auch KLEIN & STROMEYER, 1980).

JULESZ und MILLER (1975) und zuvor LEVELT (1968) konnten zeigen, dass binokularer Wettstreit und Stereoskopie gleichzeitig bestehen können, wenn die Ortsfrequenzen der fusionierbaren und nicht fusionierbaren Musterbestandteile mehr als 2 Oktaven auseinander liegen. STROMEYER (1972) fand, dass der sogenannte McCollough-Effekt (MC COLLOUGH, 1965) ortsfrequenzabhängig ist.
Auch neurophysiologisch und bei 'evoked-potential' Experimenten gibt es starke Indizien für die Existenz von Ortsfrequenz-Kanälen (ENROTH-CUGELL & ROBSON, 1966; CLELAND, DUBIN & LEVICK, 1971; CAMPBELL, COOPER & ENROTH-CUGELL, 1969; CAMPBELL & MAFFEI, 1970; MAFFEI & CAMPBELL, 1970).

BLAKEMORE und SUTTON (1969) und BLAKEMORE, NACHMIAS und SUTTON (1970) beschrieben einen - vermutlich auf Adaptation von Ortsfrequenzkanälen beruhenden - Nacheffekt: Nach längerer Betrachtung eines Gitters mit einer bestimmten Ortsfrequenz erscheint die Frequenz eines anschliessend dargebotenen höherfrequenten Gitters weiter nach hohen, die eines niederfrequenten nach niedrigen Frequenzen hin verschoben. Obgleich die 'Frequenzkanäle' unseres optischen Systems hauptsächlich mit Hilfe von Gittermustern untersucht werden, dienen sie sicherlich nicht der Erkennung von Gittern. Gittermuster sind lediglich eine bequeme Möglichkeit, Klassen von Neuronen mit unterschiedlicher Grösse ihrer rezeptiven Felder voneinander zu separieren. Diese verschieden grossen rezeptiven Felder bilden vermutlich die neuronale Grundlage der Ortsfrequenzkanäle (MAC LEOD &

ROSENFELD, 1973; COWAN, 1977).

A 5) Ebenso wie sich jeder Klang in die Frequenzen seiner Einzelschwingungen zerlegen lässt, so lassen sich auch optische Muster als Überlagerung von Sinusschwingungen verschiedener Ortsfrequenzen (anders formuliert: 'Wellenlängen') darstellen. Daraus folgt "..., dass man jede Signalfunktion ... als lineare Überlagerung von harmonischen Funktionen bzw. Exponentialfunktionen ... darstellen kann. Ist x(t) eine periodische ... Funktion, so geschieht dies in Form der Fourier-Reihe" (RÖHLER, 1973, S. 29).
Die einzelnen Frequenzen stellen die Fourier-Komponenten des in Frage stehenden Musters dar, die Summe der Fourier-Komponenten (= Sinus-Schwingungen) ergibt das Muster (f(x)); für das Muster von Abb. 11.1:

$$f(x) = \frac{4}{\pi} \left(\sin x + \frac{\sin 3x}{3} + \frac{\sin 5x}{5} + \frac{\sin 7x}{7} + \frac{\sin 9x}{9} + \ldots\right)$$

(SIRK/DRÄGER, 1969).

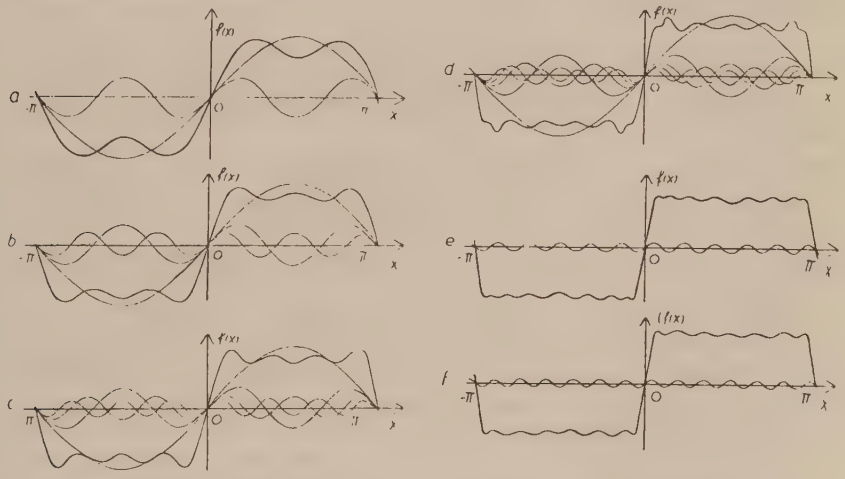


Abb. 11.1 Zusammensetzung eines Musters aus seinen Fourier-Komponenten (aus: SIRK & DRÄGER, 1969, S. 325).

Das akkustische System des Menschen führt tatsächlich eine Fourier-Analyse der auf das Ohr auftreffenden Klänge aus.

Das visuelle System dagegen scheint keine Fourier-Zerlegung optischer Bilder durchzuführen: Wir nehmen Muster wahr, nicht Fourier-Komponenten. Dennoch tritt offensichtlich auch im visuellen System eine gewisse Auftrennung nach (Orts)Frequenzen auf (vgl. Anmerkung A 4), d.h. gewissermassen Sinusschwingungen verschiedener Frequenz.
Entfernt man aus dem Bild eines Musters bestimmte Ortsfrequenzen, dann verändert sich der Wahrnehmungseindruck dieses Musters in vorhersagbarer Weise. Eliminierung der hohen Ortsfrequenzen - was als Tiefpassfilterung bezeichnet wird - führt zur Verwischung aller Konturen: Das Bild erscheint unscharf (vgl. Abb. 3.3 b).
Werden die niedrigen Ortsfrequenzen entfernt (= Hochpassfilterung), so verschwinden gleichmässig erleuchtete Flächen, die Konturen werden betont (vgl. Abb. 3.3 c).
Lässt ein (Ortsfrequenz-)Filter nur einen bestimmten Bereich des (O.F.)Spektrums passieren, so spricht man von einem Bandpass(-Filter).

A 6) Die Materialstärke der Blenden war gering (0,05 mm) im Verlgeich zu ihrem Durchmesser, um Tunneleffekte zu vermeiden.
Wegen des scharfen Randes der Lochblenden (d.h. der scharfkantigen Filterung) traten Überschwingungen in Form heller Linien auf.
Neben den Metallblenden benutzten wir Lochblenden aus Filmnegativen, bei denen der Übergang zwischen zentralem Hellbereich und dunklem Umfeld nicht abrupt wie bei den metallenen Blenden war, sondern vielmehr allmählich (= unscharf). Bei diesen Blenden treten keine Nebenmaxima auf (zu den Ergebnissen: vgl. Anmerkung A 10).

A 7) Die höchste Ortsfrequenz (vgl. Anmerkung A 5), die auf dem Versuchsaufbau übertragen wurde, lag bei 30 Schwingungen/Sehwinkelgrad, weil die Linsenfassungen der optischen Bank eine Tiefpassfilterung mit einer oberen Grenzfrequenz von 30 Schwingungen/Grad bedingten. Bei der Hochpassfilte-

rung liegt daher der übertragene Frequenzbereich zwischen dieser oberen und der für jeden Messpunkt angegebenen unteren Grenzfrequenz. Der Ausfall der sehr hohen Ortsfrequenzen kann vernachlässigt werden, da das menschliche Sehsystem oberhalb von etwa 10 Schwingungen/Sehwinkelgrad stark an Empfindlichkeit einbüsst und die höchste überhaupt auflösbare Ortsfrequenz bei etwa 40-60 liegt.
Die Abbildung der Muster wurde auch subjektiv als scharf empfunden.

A 8) Beim Rosenbachschen Finger-Zeige-Versuch ergab sich für unsere Versuchspersonen die folgende 'Äugigkeits'-Verteilung: B.H.: rechts; E.S.: rechts; H.H.: links; M.D.: rechts; M.F.: rechts; M.W.: links; V.S.: rechts.

A 9) Die Gesamtzeit, während derer jedes der Muster dominiert, steht natürlich in ursächlichem Zusammenhang mit dem Wechselverhältnis: Je stärker das Wechselverhältnis sich zugunsten des rechten Auges verschiebt, desto länger wird das von diesem Auge gesehene Muster dominieren. Während aber das Wechselverhältnis stark von extremen Wertepaaren beeinflusst werden kann (z.B. 40:1 bei Durchschnittswerten von 40:40), ist die Gesamtdauer weniger schwankungs- und artefaktanfällig. Die beiden Auftragungsarten ergeben gut übereinstimmende Kurvenverläufe.

A 10) Einfluss von nicht scharfkantig begrenzter Tiefpassfilterung (Unschärfe) auf den Wettstreit.

Um etwaige Verfälschungen auszuschliessen, die bei scharfkantiger Filterung durch Nebenmaxima hervorgerufen werden könnten (vgl. Anmerkung A 6), verwendeten wir in einer zweiten Versuchsreihe die Blenden ohne scharfen Hell-Dunkel-Übergang. Dazu stellten wir mit kontrastreichem Film (Agfa-Ortho 25) unscharfe Negative von dunklen Punkten auf hellem Grund her. Diese wurden entsprechend den Lochblenden der vorangehenden Versuchsreihe verwendet. Der subjektive Wahr-

nehmungseindruck gleicht bei Verwendung dieser Blenden ganz demjenigen von defokussierten Mustern.

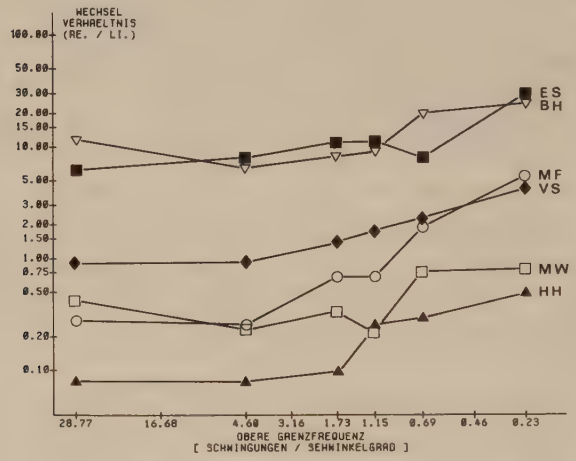


Abb. 11.2 Das Wechselverhältnis (Re/Li) als Funktion der Abbildungsschärfe im linken Auge. Sechs Versuchspersonen. Doppelt-logarithmische Auftragung.

Die Tendenzen, die bei Verwendung scharf begrenzter Lochblenden auftraten, zeigen sich auch bei nicht so scharfkantiger Filterung. Das Verhältnis Rechts/Links wächst mit zunehmender Unschärfe etwa ebenso wie im Vorversuch, und auch die Gesamtzeit, während derer der waagerechte Spalt sichtbar ist, steigt in vergleichbarem Masse an (nicht dargestellt). Es scheinen also keine tiefgreifenden Differenzen zwischen den Effekten scharfkantiger und weniger scharfkantiger Filterung zu bestehen.

A 11) Um gleiche Leuchtdichte für alle Muster zu erhalten, wurde bei den wenig (bzw. nicht) ortsfrequenzgefilterten Mustern (= Lochblende 1-5) ein Neutralgraufilter in den Strahlengang des linken Auges gebracht. Dieser glich die Leuchtdichte an den Wert des unschärfsten Musters (=Blende 6).

an. Wir verwendeten bei der Tiefpassfilterung Graufilter mit folgenden Transmissionen: T = 0,0025 (Blende 1); T = 0,005 (Blende 2); T = 0,01 (Blende 3); T = 0,025 (Blende 4); T = 0,2 (Blende 5). Für die Hochpassfilterung (Abschnitt 3.4.2) wurden folgende Filter verwendet: T = 0,01; 0,01; 0,01; 0,025; 0,1. Dadurch ergab sich eine Leuchtdichte von 90 cd/m^2 für alle Filterstufen.

A 12) Der Korrelationskoeffizient (= Bestimmtheitsmass) (r) für Regressionsgeraden durch diese Messpunkte liegt zwischen 0,66 und 0,94. Somit ist eine der Einzelkurven nicht signifikant, eine weitere auf dem 10% Niveau, drei sind auf der 5% Ebene und drei auf dem 1% Irrtums-Niveau signifikant für einen nicht-zufälligen Zusammenhang zwischen Frequenzgehalt und Wechselverhältnis. Legt man eine Regressionsgerade durch die - mit dem jeweiligen Kurvenmittelwert normierten - Messpunkte aller Versuchspersonen, dann erhöht sich r auf 0,84; was bedeutet, dass eine hochsignifikante Abhängigkeit besteht ($p < 0{,}001$ im t-Test).

Die Steigung der Regressionsgeraden und ihre Standardabweichungen betrugen: - 0,15 ± 0,03 (E.S.), - 0,25 ± 0,08 (M.W.), - 0,28 ± 0,1 (H.H.), - 0,29 ± 0,16 (B.H.), - 0,36 ± 0,06 (M.F.1), - 0,38 ± 0,17 (V.S.), - 0,54 ± 0,1 (M.F.2) und - 0,41 ± 0,04 (alle V.P.'s). Eine der Geraden ist auf dem 5% Niveau signifikant, zwei auf dem 1% Niveau und alle anderen hochsignifikant von Null verschieden; d.h. Veränderungen der Ortsfrequenzzusammensetzung bewirken Veränderungen des Wechselverhältnisses.

A 13) Für Abb. 3.9 a) ergeben sich Regressionsgeraden mit Steigungen (± Standardabweichungen) von: rechtes Auge: -10,5 ±1,9 / linkes Auge: 0,17 ± 0,02 (B.H.); rechts: -0,34 ±0,07 / links: 0,13 ±0,10 (M.F.) und rechts: -48,7 ±13,9 / links: 0,08 ±0,02 (E.S.). Bei der Abhängigkeit vom Ortsfrequenzgehalt belaufen sich die entsprechenden Werte auf: rechts: -3,69 ±1,52 / links: -0,14 ±0,28 (E.S.); rechts: -1,23 ±0,53 / links: 1,67 ± 0,51 (M.W.); rechts: -0,57

±0,11 / links: 0,20 ±0,25 (M.F.1); und rechts: -0,87 ±0,48 / links: 0,57 ±0,36 (M.F.2).

A 14) Die Regressionsgeraden durch die Messpunkte weisen folgende Steigungen und Standardabweichungen auf: 0,02 ±0,04 (V.S.); 0,28 ±0,13 (H.H.); 0,26 ±0,11 (M.W.); 0,34 ±0,11 (M.F.); 0,01 ±0,04 (B.H.) und 0,38 ±0,06 (E.S.). Zwei der Steigungen sind nicht signifikant von Null verschieden, drei unterscheiden sich mit 95% Sicherheit und eine mit mehr als 99,9% Wahrscheinlichkeit von Null. Der Regressionskoeffizient liegt zwischen r = 0,05 und 0,95.

A 15) Die Steigung von Regressionsgeraden durch die Messpunkte nimmt von -0,58 ±0,06 (für 10') über -0,62 ±0,16 (20') und -0,37 ±0,07 (40') auf -0,07 ±0,15 ($1^{o}20'$) ab. Die entsprechenden Werte verändern sich bei anderen Versuchspersonen: von -0,26 ±0,07 auf -0,16 ±0,1 (B.H.), von -0,13 ±0,11 auf -0,24 ±0,08 (E.S.) und von -0,42 ±0,12 bis -0,13 ±0,12 (V.S.).

A 16) Einfluss des Retinaortes auf den binokularen Wettstreit

Psychophysische Experimente weisen darauf hin, dass auch beim Menschen die Grösse der rezeptiven Felder mit dem Abstand von der Fovea zunimmt. 3^{o} extrafoveal ist die durchschnittliche Grösse auf etwa das Doppelte gewachsen, 8^{o} extrafoveal ist die mittlere Ausdehnung etwa vierfach so gross wie foveal. Damit verbunden ist eine Abnahme der Sehschärfe, d.h. des Auflösungsvermögens für hohe Ortsfrequenzen.
In dieser Versuchsreihe wurde zusätzlich zu den ringförmigen Fusionshilfen eine Lochblende von 30' in den Strahlengang eingebracht. Sie konnte beliebig im Gesichtsfeld verschoben werden und diente als Fixierpunkt.
Abb. 11.3 zeigt, dass der Einfluss von Unschärfe auf alle untersuchten Wechselparameter bei der ersten V.P. (M.F.) in der Netzhautperipherie geringer sind als in der Fovea. Aus-

serdem nähert sich das Wechselverhältnis einer 1:1 Relation.

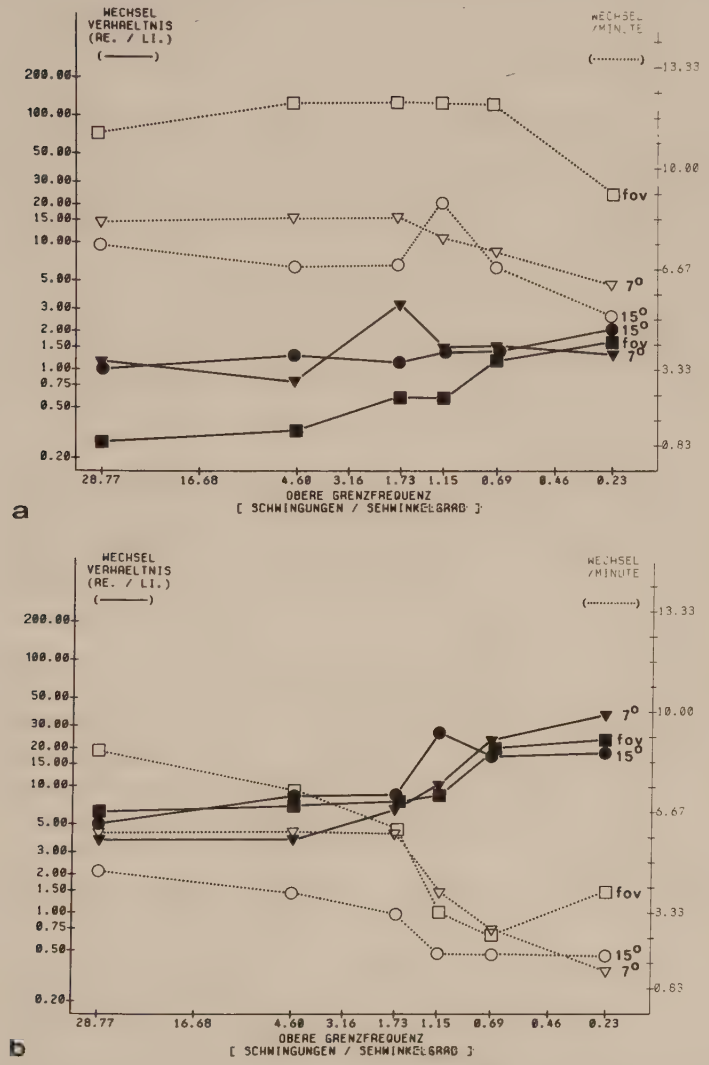


Abb. 11.3 Einfluss des Retinaortes auf Wechselverhältnis und Wechselfrequenz; a) Versuchsperson M.F., b) Versuchsperson B.H.; jeweils foveal, 7° und 15° extrafoveal. ■, ▼, ● = Wechselfrequenz; ■, ▼, ● = Wechselverhältnis.

Die Steigung der Regressionsgeraden sinkt von -0,37 ±0,09 (foveal) auf -0,091 ±0,13 (7^{o}) bzw. -0,091 ±0,045 (15^{o} extrafoveal). Der Unterschied zwischen den Werten für foveales und denjenigen für extrafoveales Sehen ist hochsignifikant ($p < 0,0001$).
Die Ergebnisse der zweiten Versuchsperson (B.H.) unterscheiden sich dagegen foveal und extrafoveal nur geringfügig (vgl. Abb. 11.3). Die Regressionsgeraden unterscheiden sich nicht signifikant. Die übrigen Versuchspersonen zeigten ebenfalls uneinheitliche Werte.
Die Wechselfrequenz sinkt bei den beiden V.P.'s mit zunehmendem Abstand von der Fovea. Nur bei Versuchsperson B.H. ist dieser Abfall signifikant; die Steigung sinkt von 5,9 ±1,0 auf 2,2 ±0,5; gleichzeitig verschiebt sich der Abszissenabschnitt der Regressionsgeraden von 5,6 (±0,7) auf 3,9 (±0,3).
Beobachtung des extrafovealen Wettstreites wurde von allen Versuchspersonen als unangenehm und schwierig empfunden - hauptsächlich, weil hier die Verlagerung der Aufmerksamkeit von der Fovea in die Peripherie erforderlich ist. Man verspürt während der Messung das dauernde Bedürfnis, vom Fixierpunkt weg auf den Kreuzungspunkt der Balken zu blicken. Dadurch sind die Versuchsbedingungen weniger stabil als bei den vorhergehenden Versuchsreihen. Die Unterscheidung fällt leichter, wenn die Muster unterschiedliche Farben aufweisen - durch die unterschiedlichen Wellenlängen könnte jedoch auch der Effekt als solcher beeinflusst werden (farbspezifischer Wechsel).
Hier wären weitere Versuche zur genauen Klärung erforderlich.

A 17) Trägt man die Messergebnisse in doppelt-logarithmischer Weise auf, dann lassen sich die Messpunkte gut durch Regressionsgeraden annähern. Das bedeutet, dass der Zusammenhang zwischen beiden Grössen durch eine Potenzfunktion beschrieben werden kann.

A 18) Geringfügige Leuchtdichteschwankungen (ca. ±35%), wie

sie durch Kopfbewegungen vor dem Okulartubus verursacht werden könnten, dürften dagegen kaum einen Einfluss auf das Wechselverhältnis haben.

A 19) Der Begriff Grenzkontrast wird von AULHORN und HARMS folgendermassen definiert: "Beobachtet man zwei verschieden helle, aneinandergrenzende Felder, so hat man charakteristische Helligkeitsempfindungen an der Grenze, die nicht der physikalischen Lichtverteilung entsprechen" (AULHORN & HARMS, 1956, S. 7).
Grenzkontraste treten z.B. im Herman-Hering-Gitter auf, wo sie die dunklen Punkte an den Kreuzungsstellen der hellen Linien verursachen. Als eine Ursache wird die laterale Inhibition zwischen Retina-Neuronen angesehen.

A 20) Der dichoptische Randeffekt scheint demnach nicht auf Vergenzbewegungen zu beruhen: Er stellt nicht nur ein verwaschenes Bild der Rechteckkante dar, das aufgrund von nicht-konjugierten Augenbewegungen bei dichoptischer Betrachtung als Hof wahrgenommen wird.

A 21) Das hat seinen Grund in der logarithmischen Kennlinie des Auges (verbunden mit seiner Fähigkeit zur Lokaladaptation). Während nämlich die Intensitätsdifferenz zwischen induzierendem Feld und Umfeld monokular über der Differenzschwelle liegt und somit wahrgenommen wird, ist die ebenso grosse Differenz zwischen induzierendem Feld (plus Testfeld) und dem Testfeld geringer als die Differenzschwelle, weil hier die mittlere Intensität wesentlich höher liegt und man sich deshalb 'weiter oben' (rechts) auf der Kennlinie befindet. Wird die gleiche Reizkonfiguration (Abb. 5.6) nun dichoptisch dargeboten, ist die binokular unsichtbare Kante wieder deutlich zu sehen. Die Absolutschwelle ihrer Wahrnehmbarkeit ist unter diesen Bedingungen fast identisch mit der Schwelle für monokulare Sichtbarkeit - selbst bei um den Faktor 1000 höheren Leuchtdichten im anderen Auge. Sobald jedoch das dunklere Muster unscharf gestellt wird, ver-

schwindet es im Überlappungsbereich periodisch oder auch vollständig. Der dichoptische Eindruck gleicht dann dem binokularen (vgl. Abb. 5.6).

A 22) Um feststellen zu können, ob der farbige Randeffekt tatsächlich auf der Farbdifferenz (= Differenz der Wellenlängen) beruht oder auf der Leuchtdichte- bzw. Helligkeitsdifferenz zwischen den Mustern, haben wir versucht, induzierendes Feld und Umfeld mit gleicher subjektiver Helligkeit darzubieten. Wegen der uneinheitlichen spektralen Empfindlichkeit verschiedener Netzhautbereiche und verschiedener Versuchspersonen ist es nur annäherungsweise möglich, einen reinen Farb-Sprung ohne wahrnehmbare Helligkeitsdifferenz herzustellen. Auch die Justierung von induzierendem Feld und Umfeld ist kritisch: Die beiden Felder sollen ohne Überlappung, aber auch ohne wahrnehmbare Grenzlinie ineinander übergehen. Das zweite Problem konnten wir durch genaues Justieren der Muster lösen: Bei gleicher Leuchtdichte von induzierendem Feld und Testfeld war eine Grenze nicht mehr erkennbar. Das erste Problem versuchten wir dadurch zu umgehen, dass wir die Leuchtdichte des Zusatzfeldes kontinuierlich variiert haben: von eindeutig heller bis eindeutig dunkler als das induzierende Feld.
Der farbige Randeffekt blieb bei allen verwendeten Leuchtdichten durchgängig beobachtbar: als stabiler farbiger 'Hof' beidseits der induzierenden Kante.
Wir können dennoch nicht ganz sicher sein, dass der dichoptische Randeffekt durch reine Farbsprünge erzeugt werden kann. Denn aufgrund der chromatischen Aberration der Linsen unserer Augen könnten die Retinabilder beider Felder etwas überlappen (oder auseinander klaffen), was einen Leuchtdichtesprung erzeugen würde.

A 23) Hierbei wurde von der durch JULESZ (1971; S. 21) beschriebenen Möglichkeit Gebrach gemacht, durch Disparitäten innerhalb umschriebener Bereiche eines Rauschens, das ansonsten für beide Augen identisch ist, diesem Gebiet eine

Tiefen-Information zu 'erschleichen': Es wird vor oder hinter der Papierebene gesehen (= stereoskopisch). Ein solches stereoskopisches Viereck erzeugte erwartungsgemäss keinen Hof im 'Intensitäts'-Quadrat des anderen Auges. Vielmehr wird das Helligkeits-Viereck tiefenmässig geteilt: Der Überlappungsbereich mit dem stereoskopischen Muster erscheint in der Ebene dieses Muster, der Rest des hellen Musters liegt daneben auf der Papierebene. Zur Generierung der stereoskopischen Muster sowie der Kinematogramme und der vernier-acuity-Muster von 5.4.9 habe ich Computer-Programme geschrieben und die Muster auf dem Hewlett-Packard-Rechner (H.P. 2100) des Institutes für Biophysik in Mainz erstellt.

A 24) PANUM gibt an, dass bei schnellem Wechsel der Färbung eines Gesichtsfeldes das unmittelbare Umfeld der Konturen die vorher gebotene Fläche noch etwas länger bewahrt als das übrige Feld. Er sieht darin eine Analogie zum Dominieren der Konturen beim binokularen Wettstreit. Wir würden zwar ebenfalls Parallelen zwischen diesen Effekten anerkennen, es scheinen uns aber auch wesentliche Unterschiede zu bestehen. Im ersten Fall beobachtet man das (zeitliche) 'Übergangsverhalten' eines Systemes: Da die Konturen hauptsächlich von einem System für hohe Ortsfrequenzen übertragen werden, hat dieses ein langsameres Einschwingverhalten als ein breitbandiges Flächen-übertragendes-System (Bandbreite $\asymp$ Einschwingzeit = konst. ($B \asymp t_a$ = konst.)).

Die Dominanz der Konturen beruht dagegen auf der andauernden Dominanz der Kanäle, die hohe Ortsfrequenzen übertragen.

A 25) "In der That aber vermöchte ich nach Folgendem der, von mir selbst anfangs mit Vorliebe acceptirten ... Aufmerksamkeitstheorie für die Präponderanzphänomene des Auges nicht mehr beizupflichten ..."(FECHNER, 1861, S. 398). FECHNER neigte - wie er berichtet - deshalb ursprünglich der Aufmerksamkeitstheorie zu, weil er den Wechsel (den er

mit der Dominanz zu 'Präponderanzphänomenen' zusammenfasst) als seiner Aufmerksamkeit unterworden empfand. Doch er bemerkte schliesslich, dass er durch Anspannung der Aufmerksamkeit lediglich den Wechsel verursachen konnte, ohne jedoch dessen Richtung zu bestimmen, sodass: "... bei näherer Untersuchung die Richtung des Erfolges sich nicht wesentlich abhängig von der Richtung der Aufmerksamkeitsspannung gezeigt hat ..." (1861, S. 402). In der Tat hängt auch hier viel von (unwillkürlichen) Augenbewegungen ab.

A 26) Eine Alternativ-Vorstellung vermittelt das folgende Modell, das auch die Verarbeitung homogener Fläche einschliesst:

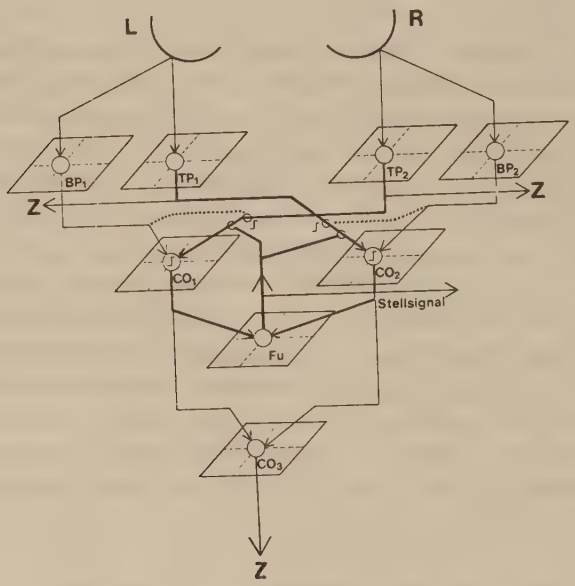


Abb. 11.4 Alternativmodell (aus WELPE, v. SEELEN, FAHLE, 1980, verändert); zu den Abkürzungen: vgl. Text.

Abb. 11.4 zeigt die Verknüpfung der einzelnen Operationen,

die sämtlich zweidimensional zu denken sind. Die Reizkonfiguration entspricht der von Abb. 5.2. Die einzelnen Verarbeitungsstufen im Modell sind funktionell getrennt, ihre Zuordnung zu den physiologischen Arealen wird nicht betrachtet. Die Kopplungsparameter sind relative Grössen und werden auf die Breite B der erregenden Koppelung im Bandpasssystem (= hohe Ortsfrequenzen) bezogen.
Das Bandpaßsystem ($BP_{1,2}$) bewirkt in erster Näherung eine Differentiation der Bilder und somit eine Kontrastverschärfung bzw. Betonung der Konturen. Der negative Teil der Antwort des Bandpaßsystems (der notwendigerweise bei der Bandpaßfilterung entsteht) stellt im vorliegenden Modell den Randkontrast dar, der durch die dichoptische Reizsituation sichtbar wird.
Das Tiefpaßsystem ($TP_{1,2}$) (= niedrige Ortsfrequenzen) überträgt die zwischen den Konturen befindlichen mittleren Helligkeiten. Die Bandpässe werden jeweils mit dem Tiefpaß der Gegenseite kombiniert ($CO_{1,2}$), die überschwelligen Anteile der kombinierten Erregung werden mit dem Teilsystem der Gegenseite zusammengeführt (Fu, CO_3). Eines dieser Systeme (Fu) wird darauffolgend für die hier nicht diskutierte Formerkennung in weiteren Ebenen verwendet. Dabei ist eine Kombination mit den überlagerten Tiefpassanteilen beider Augen möglich (vgl. im einzelnen WELPE, v.SEELEN & FAHLE, 1980).

A 27) Einmal die von uns untersuchte Dominanz der Konturen unter dichoptischen Versuchsbedingungen (vgl. 3.4.4, 5.4 & 6.2). Wir schliessen daraus, dass Konturen samt beidseitigen Umfeldern das binokulare Gesichtsfeld konstituieren. Weisen für einen Ortspunkt beide Augen gleiche oder ähnliche Konturen auf, dann werden ihre Erregungen gemittelt; etwa nach der Formel $L_{bin} = \frac{Lr + Ll}{2}$ (EISERT, 1969) oder $L_{bin} = \frac{Lr^2 + Ll^2}{Lr + Ll}$ oder $L_{bin} = \omega_l * E_l + \omega_r * E_r$ (LEVELT, 1968, S. 42 und Modell S. 54), vgl. auch TREISMANN (1962). Sieht nun ein Auge eine Kontur, dann wird dessen Information ungemittelt ins binokulare Gesichtsfeld eingebracht.

Sehen dagegen beide Augen an einem Ortspunkt unterschiedliche Konturen, dann kommt es zur gegenseitigen Unterdrückung: zum 'binokularen Musterwettstreit' (vgl. § 3).
Zweitens das erstaunliche Ausmass, in dem wir aus Grafiken, Karikaturen oder Scherenschnitten das Abgebildete zu erkennen vermögen: Die Angabe der Begrenzungslinien scheint uns auszureichen.
Zum Dritten bemerken wir einen Helligkeits- oder Farb-Gradienten nicht, solange er eine bestimmte Steilheit nicht überschreitet; wir nehmen dann eine homogene Fläche wahr. Wird jedoch eine Linie irgendwo in diese Fläche eingeführt, dann 'kondensiert' der Gradient an dieser Linie: Man nimmt zwei Teilflächen unterschiedlicher Helligkeit bzw. Farbe wahr, die jedoch wieder in sich homogen erscheinen (KRECH, CRUTCHFIELD & LIVSON, 1969)! Umgekehrt kann durch Einführen steiler Gradienten in der Nähe einer Kontur der Eindruck erweckt werden, zwei objektiv gleichfarbige (gleichhelle) Halbfelder seien verschiedenfarbig (unterschiedlich hell), die sogenannte CRAIK-CORNSWEET-Illusion (CRAIK, 1940, 1966; CORNSWEET, 1970). Gitter einer Frequenz unter 1 Periode/^{o} Sehwinkel erscheinen, entfernt man die Grundschwingung, unverändert. Entfernt man dagegen die Oberschwingungen, erscheinen sie als gleichmässige Fläche (CAMPBELL, HOWELL & ROBSON, 1971).
Viertens spricht für die Vernachlässigung gleichmässiger Flächen das Verblassen des Seheindruckes bis hin zum völligen Verschwinden unter 'stabilized-image' Bedingungen. Beim 'stabilized image' werden die unter Normalbedingungen ständig vorhandenen kleinsten Augenbewegungen (Tremor) durch Aufsetzen von Spiegelsystemen auf Kontaktlinsen oder durch elektronische Kompensation der Augenbewegungen auf einem Monitorbild unwirksam gemacht. Die 'Stabilisierung' des Bildes kann nur Auswirkungen auf die Wahrnehmung der unmittelbaren Konturen-Umgebung haben, da ja nur dort während der Mikrobewegungen Veränderungen auftreten. Da die durch 'Stabilisierung' des Netzhautbildes bewirkte Adaptation der Rezeptoren an die Beleuchtungsintensität (man vergleiche

die 'Unsichtbarkeit' der retinalen Blutgefässe und ihr kurzzeitiges Sichtbarwerden bei seitlich einfallendem Licht: das Purkinje-Phänomen) nicht nur zu einem Verschwinden der Konturen, sondern des gesamten Seheindrucks führt, scheinen Flächen-verarbeitende Neuronen keine wesentliche Rolle zu spielen.

Fünftens endlich können wir das 'Filling-in'Phänomen zur Stützung unserer Setzung anführen. Dabei handelt es sich um die Tatsache, dass bei 'stabilized-image'Versuchen, wenn nur ein Teil des Gesichtsfeldes stabilisiert wird, dieser Teil nach Verblassen des dorthin projizierten Musters in der gleichen Struktur und Farbe wahrgenommen wird wie die nicht stabilisierte Umgebung (GERRITS & VENDRIK, 1970; MOORS et al., 1973; WALLS, 1954). Ähnliches gilt für Patienten mit retinalen Skotomen: Auch bei ihnen tritt 'Filling-in' auf (GERRITS & TIMMERMANN, 1968; BENDER & TEUBER, 1946; GASSEL & WILLIAMS, 1963). Besonders aufschlussreich ist, dass bei Bewegung eines retinal stabilisierten Bildes in nur einer Richtung nur die Teile des Bildes sichtbar werden, die senkrecht zur Bewegungsrichtung verlaufen (GERRITS & VENDRIK, 1970; GERRITS & VENDRIK, 1972).

Ausser dieser Vielzahl psychophysischer Befunde sprechen auch neurophysiologische Ergebnisse für das Überwiegen der Kanten-Detektion im visuellen Cortex. Der ursprünglich von HUBEL und WIESEL (1959, 1965, 1977) an Katzen und Affen erhobene Befund, dass die Zellen in Area 17, 18 und 19 des visuellen Cortex nur durch (bewegte) Konturen erregt werden können, wurde inzwischen von einer Vielzahl weiterer Untersucher für diese und andere Tiere bestätigt.

Auch HUBEL und WIESEL vertraten die Auffassung von der ausschliesslichen Bedeutung von Konturen: "The impression of the homogeneous interior of a figure as bright or dark is presumably derived from the activity of cells whose fields cover the boundaries, and from the lack of any signals from cells, whose fields are entirely within" (1965, S. 285). Dazu passt, dass Veränderungen des visuellen Cortex, die durch Aufzucht der Tiere in Dunkelheit bewirkt werden, auch

durch blosses Vernähen der Augenlider erreicht werden können. In diesem Fall fällt zwar Licht in das Auge des Tieres, es kommt jedoch nicht zu der Abbildung von Konturen. Auch hier scheint die Lichtintensität als solche keine grosse Rolle zu spielen.
Eine letzte indirekte Unterstützung für diese These von der Konstitution des Gesichtsfeldes aus Konturen kommt aus Arbeiten von MARR und POGGIO (1976, 1977). Diese Autoren zeigen, dass sich praktisch alle psychophysischen und neurophysiologischen Befunde, die stereoskopisches Sehen betreffen, durch ein Modell erklären lassen, das lediglich die Verarbeitung von Konturen (= Nulldurchgänge der zweiten Ableitung der Helligkeitsverteilungen) voraussetzt.

A 28) Folgt man der Auffassung verschiedener Theoretiker (HEBB, 1949; STEINBUCH, 1961; MARR, 1970; WILLWACHER, 1976; PALM & BRAITENBERG, 1978; BRAITENBERG, 1978), dann erfolgt die cortikale Speicherung und Verarbeitung von Information mittels matrixartig verschalteter Neuronenverbände, in denen die Kopplungsfaktoren (= Synapsen) zwischen den Neuronen aufgrund einlaufender Erregungen während der 'Lernphase' verändert werden. In der 'Kannphase' ist die Matrix dann in der Lage, Muster zu unterscheiden und auch zu rekonstruieren (PALM, 1978).
Diese Lern-Matrizen könnten beim Wechsel dafür sorgen, dass im gesamten Gesichtsfeld die Musteranteile einer Ausrichtung zu gleichen Zeit gegen die einer anderen Orientierung wechseln, und zwar durch selektive Beeinflussung der vorgeschalteten Musterverarbeitungsebene.
Weniger starke Ausprägung der Synchronizität bei grösseren Mustern und bei der Verteilung gleicher Orientierungen auf beide Augen spricht unseres Erachtens für eine solche Rückkoppelung, die danach trachtet, die Hemmung der einzelnen Orientierungs- und Ortsfrequenzkanäle aufeinander für verschiedene Ortspunkte zu synchronisieren.

A 29) Während bei monokularer Darbietung eines 'unschar-

fen' (= sinusförmig modulierten) Gitters Wettstreit auftritt (vgl. 3.2), ist bei monokularer Darbietung eines scharf abgebildeten Kreuzes kein Wettstreit zwischen dem waagerechten und dem senkrechten Balken des Kreuzes zu beobachten. Das könnte ein Effekt von monokularen 'hypercomplexen' Zellen (HUBEL & WIESEL, 1965) sein, die auf Knicke in Geraden ansprechen (Winkel-Detektoren). Diese könnten das Vorhandensein einer Kreuzungsstelle detektieren und dafür sorgen, dass an diesem Punkt des Gesichtsfeldes zur gleichen Zeit zwei Konturen verschiedener Orientierung wahrgenommen werden können. Sie müssten also an dieser Stelle die monokulare Inhibition zwischen verschieden orientierten Konturen 'abschalten'. Die Existenz solcher Winkel-Detektoren wäre überhaupt sehr nützlich für die Analyse optischer Muster. So verwendet ein von GUZMAN (1968) erstelltes Computerprogramm namens SEE acht verschiedene Arten von Linienkreuzungen zur Analyse komplexer Anordnungen von visuellen Mustern.
Auch die Zerlegung eines Musters liefert mehrere Ortsfrequenzen. Während aber die Zerlegung unter den von CAMPBELL und HOWELL (1972) angegebenen Bedingungen zu monokularem Wettstreit führt, bemerken wir beim Normalsehen nichts von einem solchen Wechsel.
Zur Erklärung sind zwei Alternativen denkbar: a) es kommt auch beim Normalsehen ständig zu einem gewissen Wechsel zwischen den einzelnen Fourier-Komponenten retinaler Bilder, jedoch reicht auch ein Teil der Ortsfrequenzen für die Wahrnehmung aus und die Abschwächung der übrigen wird nicht bemerkt. b) Die Kombination bestimmter Ortsfrequenzen könnte 'bekannt' sein und durch zentrale Neurone detektiert werden. Da die Oberschwingungen in einem festen Verhältnis zu ihrer Grundschwingung stehen, könnte die 'Zusammengehörigkeit' dieser Frequenzen leicht erkannt und die laterale Inhibition der Ortsfrequenzkanäle abgeschaltet werden (Man vergleiche die musikalischen Harmonien).

A 30) An der Peripherie, d.h. in den Sinnesorganen, wird

der Gesamteindruck des äusseren Objektes (der hier bereits nach Modalitäten aufgeschlüsselt ist) weiter zerlegt. Diese gewissermassen gerasterte Information dient anschliessend dem Gehirn zur (mehr oder weniger) eindeutigen Charakterisierung des jeweiligen Objektes oder genauer: von Objektklassen. Zur Klassifizierung eines gegebenen Musters sind hauptsächlich seine Differenzen zu anderen Objekten wesentlich. Deshalb sind auf allen Ebenen der Informationsverarbeitung Unterschiede oder Kontraste wichtig. Unterschiede können durch einen einfachen Kunstgriff vergrössert werden: indem benachbarte, die gleiche Art von Information übertragende Neurone (= Kanäle) sich gegenseitig hemmen. Das Prinzip der lateralen Inhibition scheint in der Natur vielfach angewandt zu werden. Es wurde zuerst beschrieben von HARTLINE und RATLIFF (1957) für die Ganglienzellen der Limulus-Retina.
Durch diese Art der peripheren Verschaltung könnte sowohl die Entstehung der psychophysisch messbaren Machbänder erklärt werden als auch die des simultanen Grenzkontrastes.

A 31) Auf die Verminderung der Nervenzellaktivität (Impulsfrequenz) bei längerdauernder Darbietung eines Reizes weisen verschiedene Phänomene hin. So das Verschwinden der Wahrnehmung beim stabilisierten Bild (stabilized image) oder die Tatsache, dass beim Metakontrast* der 'maskierende' Reiz dann am wirksamsten ist, wenn er etwa 60 - 100 sec nach dem Testreiz geboten wird (CRAWFORD, 1947).
Modelle für die Metakontrast-Entstehung nehmen beispiels-

---

*Unter Metakontrast versteht man die Schwellenerhöhung für die Detektion eines kurzfristig gebotenen Testreizes durch die ebenfalls kurzzeitige Darbietung eines 'maskierenden' Reizes in örtlicher und zeitlicher Nähe zum Testreiz. Die Wahrnehmung des Testreizes kann hierdurch völlig verhindert werden (ALPERN, 1953; GANZ, 1975; WEISSTEIN, 1972).

weise eine lineare Abnahme der Erregung während und einen exponentiellen Abfall nach der Darbietung eines Musters an (GANZ, 1975).
Überhaupt beruhen sämtliche Adaptationsvorgänge in irgendeiner Form auf der Verminderung von Neuronenaktivität bei längerdauernder Reizung. Ihre Zahl ist Legion.
Unsere Versuche (S. 27) und zuvor LEVELT (1965) weisen darauf hin, dass die Dauer der Sichtbarkeit eines Musters nicht von dessen Konturenreichtum abhängt, sondern von demjenigen des contralateralen Auges, besteht der entscheidende Parameter offenbar in einer Verminderung der vom contralateralen Auge ausgeübten Inhibition. Die Adaptation der Inhibition darf jedoch nur oder zumindest überwiegend während der bewussten Wahrnehmung eines Musters stattfinden, nicht dagegen während der Zeit, in der es unterdrückt wird (vgl. 8.2.10 & 8.3.6).

A 32) Aufgrund der Ergebnisse von BLAKE und FOX (1974) muss gefolgert werden, dass die Auftrennung in Ortsfrequenzkanäle vor der kreuzweisen Inhibition stattfindet, da frequenzspezifische Adaptation auch während der Unterdrückungsphasen bei binokularem Wettstreit stattfindet.

A 33) Nach Einschieben eines Graufilters in den Strahlengang eines Auges wird beim Normalsehen der Helligkeitseindruck des binokularen Gesichtsfeldes geringer. Schliesst man das Filter-bewehrte Auge, dann scheint die Welt wieder heller zu werden, obwohl Summe und Mittelwert der in beide Augen fallenden Beleuchtungsintensitäten geringer werden. Das Phänomen ist als Fechner's Paradox bekannt (FECHNER, 1861, S. 416 ff.). Es zeigt, dass Mittelwertbildung zwischen den Beleuchtungsstärken der Augen nur dann stattfindet, wenn beide Auge fusionierbare Konturen sehen (vgl. Anmerkung A 7). Eine weitere Demonstration besteht in einem Versuch von LEVELT (1968, S. 55). Drei dunklen Kreisen im Gesichtsfeld eines Auges entsprechen im Gesichtsfeld des anderen Auges ein dunkler Kreis, ein dunkler Ring gleichen Durchmessers

auf hellem Grund bzw. eine helle Fläche. Nur derjenige der dunklen Kreise, der mit dem Ring fusioniert wird, ergibt einen deutlich helleren Eindruck. Der Kreis, der gegen die homogene Fläche verrechnet wird, hat dagegen dieselbe Tönung wie derjenige, der mit dem zweiten dunklen Kreis kombiniert wird. Auch hier tritt eine Mittelung der Helligkeiten nur zwischen konturierten Arealen auf. LEVELT quantifizierte die Konturabhängigkeit der Gewichtungsfaktoren bei der binokularen Helligkeitsverrechnung (vgl. Anmerkung A 27).

A 34) Auswahl eines der physikalisch vorliegenden Muster und Unterdrückung aller anderen - mit Wechsel zwischen den möglichen Wahrnehmungen - findet sich auch auf höheren Ebenen der Musterverarbeitung: so beim Necker-Würfel, beim Wechsel zwischen Figur und Grund und in einer bekannten Zeichnung, in der man abwechselnd eine junge Frau oder das Gesicht einer älteren mit Kopftuch wahrnimmt, jedoch nie beide zusammen (vgl. z.B. KRECH, CRUTCHFIELD & LIVSON, 1969, S. 176).
Dieses Auswahlprinzip scheint sinnvoll: In der Aussenwelt befindet sich an jedem Punkt nur ein Objekt. Und da Sehen ein dynamischer Vorgang ist, bei dem Augenbewegungen eine wichtige Rolle spielen - wir beim Normalsehen also nicht längere Zeit auf den gleichen Punkt starren - spielt Wechsel selbst an den Punkten, an denen verschiedene Bilder auf korrespondierende Netzhautpunkte fallen, eine untergeordnete Rolle. In der Regel wird überhaupt nur das 'stärkere' Muster wahrgenommen werden.

A 35) Statt der Dominanz der Kante und ihrer Umgebung scheint nach der Fusion entlang der Kontur eine Mittelwertbildung zwischen den Helligkeiten beider Augen stattzufinden (vgl. z.B. Fechners Paradox; Anmerkungen A 33 und A 27). (Dabei könnte die Gewichtung, mit der das Umfeld der jeweiligen Kontur in das gemeinsame Gesichtsfeld eingeht, vom Frequenzgehalt der Kontur abhängen).

Das Frequenzspektrum einer Linie weist höhere Frequenzen auf als das einer Kante (RÖHLER, 1974); insbesondere, wenn sie sehr schmal ist. Das könnte zu einer Bevorzugung des (hellen) Balken-Umfeldes führen. Jedenfalls ist der Helligkeitseindruck in der Umgebung der fusionierten Kante nicht mehr von demjenigen des Restfeldes zu unterscheiden.

A 36) Interessanterweise scheint eine Kante (= Hell-Dunkel-Grenze) mit einem Strich (hell auf dunklem Hintergrund oder dunkel auf hellem Grund!) kompatibel zu sein: Wie in 5.4.4 beschrieben, verschwindet der Randeffekt an einer Kante, wenn das Auge der Gegenseite einen hellen oder dunklen Balken an korrespondierenden Netzhautarealen sieht (Es tritt auch kein Wechsel zwischen Kante und Strich auf!). Das erscheint sinnvoll insofern, als Kante und Strich als Begrenzungen eines 'kantigen' Körpers betrachtet werden können, der beiden Augen unter verschiedenen Blickwinkeln erscheint.

A 37) Unserer Ansicht nach ist die Bezeichnung 'Skotom' hier irreführend. Zwar besteht auf der Ebene der Phänomene eine Gemeinsamkeit zwischen Gesichtsfeldausfällen eines Auges, die durch Blutungen, Netzhautablösungen und ähnliches bedingt wurden und Ausfällen, die durch Strabismus induziert wurden: In beiden Fällen resultiert eine herabgesetzte 'Sehfähigkeit' an dieser Stelle. Betrachtet man dagegen die Entstehung dieser beiden Gesichtsfeldeffekte, so ist sie denkbar unterschiedlich. Im ersten Fall wird eine organische Netzhauterkrankung dadurch teilweise kompensiert, dass die von ihr ausgehende 'verrauschte' Information von einer weiteren Verarbeitung ausgeschlossen wird. Im zweiten Fall dagegen wird die 'Verwaschenheit' der visuellen Information erst durch eben diese Hemmung verursacht: Das von den retinalen Rezeptoren aufgenommene Bild ist als solches noch 'in Ordnung', lässt sich aber nicht mit der Gegenseite fusionieren (und wird daher 'zu Recht' eliminiert).

A 38) Die Verminderung der von beiden Augen erregbaren

Zellen kommt wohl nicht durch Ausfall von Zellen zustande, sondern dadurch, dass Neurone ihre Beeinflussbarkeit durch eines der Augen einbüssen - oder garnicht erst erhalten - und nur noch von dem anderen aus erregt werden können. Die Ursache scheint im Fehlen von synchroner Eingangserregung zu liegen und darin, dass die Zellen dennoch von jeweils einem der Augen aus aktiviert werden (nur eben nie von beiden gleichzeitig (HUBEL & WIESEL, 1965 b; 1970).
Verwirrend ist allerdings ein Befund von MAFFEI & BISTI (1976). Danach führt experimentell mittels Durchschneiden eines Augenmuskels hervorgerufenes Schielen auch dann zur Verminderung binokularer Neurone im Cortex, wenn die Tiere in Dunkelheit aufgezogen werden. Demnach würden bereits asymmetrische Augenbewegungen zur Verminderung der 'cortikalen Binokularität' führen.

A 39) DUKE, ELDER & WYBAR sehen einen qualitativen Unterschied zwischen den bei Strabismus bzw. Anisometropie auftretenden Formen von Amblyopie: "... in this case (= Anisometropischer Amblyopie) the suppression of vision is a passive process resulting from the lack of adequate fusional stimuli, not an active suppression such as occurs in strabismic amblyopia" (1973, VI., S. 295). Wir teilen diese Ansicht nicht, sondern würden beide Arten von Unterdrückung auf aktive Hemmungsvorgänge zwischen Ortsfrequenzkanälen zurückführen, zumal auch beim Strabismus auf der Ebene der Fusionsneurone keine fusionierbaren Bilder vorliegen.

A 40) Das bedeutet jedoch nicht, dass strabistische und myopische Amblyopie im Effekt identisch seien. Vielmehr wiesen HILZ, RENTSCHLER und BRETTEL (1977) nach, dass bei myopischer Amblyopie lediglich die Musterwahrnehmung verschlechtert ist, nicht jedoch die Bewegungsdetektion, während bei durch Strabismus verursachter Amblyopie beide Funktionen betroffen sind.
Bei beiden Amblyopieformen ist im erkrankten Auge die Wahrnehmung sämtlicher Ortsfrequenzen verschlechtert, während

nach binokularer Defokussierung sich bei einem Normalsichtigen nur die Wahrnehmung hoher Ortsfrequenzen verschlechtert - was rein optische Ursachen für die Entstehung der Amblyopie ausschliesst.

A 41) Die Nicht-Sichtbarkeit der Nase ist selbstverständlich zum Teil durch die (fehlende) Aufmerksamkeit bedingt, doch spielen, wie wir oben sahen, weitere Faktoren eine Rolle. Um auszuschliessen, dass lediglich die 'gewohnte Form' im Sinne eines erlernten Nicht-Ansprechens das Bewusst-Werden dieser Bereiche verhindert, versuchten wir uns mit Malstiften und Pappnasen - die jedoch praktisch ebensowenig sichtbar wurden wie der gewohnte Umriss. Da, worauf wir oben bereits hingewiesen haben, die Gesichtsfeld-Begrenzungen dauernd auf verschiedene Netzhautabschnitte fallen, kann das Problem auch nicht durch das Postulat unempfindlicher Stellen gelöst werden - ausser, wenn diese Ausschaltung durch ein System bewirkt würde, das die Augenstellung mit berücksichtigen würde. Um diese und ähnliche Spekulationen zu widerlegen, haben wir eine kleine Spiegelscherbe an der Aussenwand der Nase befestigt. Im Gegensatz zu den zuvor angebrachten Farbtupfern störte dieses Stückchen Spiegel erheblich. Und zwar mengten sich in die Wahrnehmung naher Gegenstände plötzlich im Spiegel gesehene nahe Objekte, während der im Spiegel gesehene Hintergrund kaum störte.
Bei seitlicher Betrachtung entfernterer Dinge war es umgekehrt: Nun störte der über den Spiegel in's Auge gelangte Hintergrund.
Aus diesen Versuchen glauben wir zweifelsfrei entnehmen zu können, dass tatsächlich die von jeweils einem Auge gesehenen Konturen mit dafür verantwortlich sind, dass die Nase normalerweise nicht stört. Wir versuchten folglich, dem nach lateral sehenden Auge alle Konturen zu entziehen, indem wir ihm ein weisses Leintuch boten. Doch selbst die feinen Webmuster wirkten als Konturen, was sich erst änderte, als der Stoff dem Auge bis auf 'Nasenlänge' genähert

worden war.

A 42) Da die fixierten Gegenstände wesentlich stärkere Reize darstellen als die Hindernisse, beim Normalsehen ausserdem im Gegensatz zur Experimentalsituation reich strukturierte Umwelten wahrgenommen werden, ist das Problem - pointiert ausgedrückt - weniger: Warum sieht man keine Doppelbilder?, als vielmehr: Warum sieht man unscharfe Gegenstände ohne Überlappungsbereich überhaupt noch?

12 LITERATUR

1) ALEXANDER, L.T. & BRICKER, P.D.: Figure-ground contrast and binocular rivalry. J. Exp. Psychol. 44, 452-454 (1952).

2) ALPERN, M.: Metacontrast. J. Opt. Soc. Am., Vol. 43, 648-657 (1953).

3) ANDREWS, D.P.: Perception of contours in the central fovea. Nature 205, 1218-1220 (1965).

4) ARDEN, G.B., BARNARD, W.M. & MUSHIN, A.S.: Visually evoked potentials in amblyopia. Br. J. Ophthalmol. 58, 183-192 (1974).

5) ASHER, H.: Suppression theory of binocular vision. Br. J. Ophthalmol., Vol. 37, 37-49 (1953).

6) ATKINSON, J., CAMPBELL, F.W., FIORENTINI, A. & MAFFEI, L.: The dependence of monocular rivalry on spatial frequency. Perception 2, 127-133 (1973).

7) AULHORN, E.: Phasendifferenz-Haploskopie. Klin. Monatsbl. Augenheilkd. 148, 540-544 (1966).

8) AULHORN, E.: Die gegenseitige Beeinflussung abbildungsgleicher Netzhautstellen bei normalem und gestörtem Binocularsehen. Doc. Ophthalmol. 23, 26-61 (1967).

9) AULHORN, E.: Psychophysische Grundlagen des Binocularsehens. Zeichenerk. durch biol. & tech. Systeme , 262-275 (1971).

10) AULHORN, E. & HARMS, H.: Untersuchungen über das Wesen des Grenzkontrastes. Bericht 60. Zusammenkunft d. Dtsch. Ophthalmol. Gesell., Heidelberg (1956).

11) AULHORN, E. & LICHTENBERG, Ch.: Central and peripheral visual acuity of eyes suffering from strabismic amblyopia. Proc. 2nd Internat. Orthoptic Congress, Amsterdam, (Excerpta Medica), 153-160 (1971).

12) BARFIELD, L.: Interaction in the human visual system between sinusoidal gratings of harmonically related spatial frequencies. J. Physiol. (Lond.) 254, 67-68 (1976).

13) BENDER, M.B. & TEUBER, H.L.: Phenomena of fluctuation, extinction and completion in visual perception. Americal medical Association: Arch. Neurol. Psychiat. 55, 627-658 (1946).

14) BISHOP, P.O.: Seeing with two eyes. Aust. J. Sci. 32, 383-391 (1969).

15) BISHOP, P.O.: Neurophysiology of binocular single vision and stereopsis. In: R. Jung (Hrsg.) Handbook of Sensory Physiology Vol. VII, 3A, 255-305 (1973).

16) BISHOP, P.O., HENRY, G.H. & SMITH, C.J.: Binocular interaction fields of single units in the cat striate cortex. J. Physiol. (Lond.) 216, 39-68 (1971).

17) BLAKE, R. & FOX, R.: Adaption to invisible gratings and the site of binocular rivalry suppression. Nature 249, 488-490 (1974).

18) BLAKE, R. & RUSH, C.: Temporal properties of binocular mechanisms in the human visual system. Exp. Brain Res. 38, 333-340 (1980).

19) BLAKE, R., WESTENDORF, D.H. & OVERTON, R.: What is suppressed during binocular rivalry? Perception 9, 223-231 (1980).

20) BLAKEMORE, C. & CAMPBELL, F.W.: On the existence of neurones in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images. J. Physiol. (Lond.) 203, 237-260 (1969).

21) BLAKEMORE, C., CARPENTER, R.H.S. & GEORGESON, M.: Lateral inhibition between orientation detectors in the human visual system. Nature 228, 37-39 (1970).

22) BLAKEMORE, C., NACHMIAS, J. & SUTTON, P.: The perceived spatial frequency shift: Evidence for frequency selective neurons in the human brain. J. Physiol. (Lond.) 210, 727-750 (1970).

23) BLAKEMORE, C. & SUTTON, P.: Size-adaption: a new aftereffect. Science 166, 245-247 (1969).

24) BOUR, L.J.: MTF of the defocused optical system of the human eye for incoherent monochromatic light. J. Opt. Soc. Am. 70, 321-328 (1980).

25) BRAITENBERG, V.: Cell assemblies in the cerebral cortex. R. Heim & G. Palm (Hrsg.) Theoretical approaches to complex systems. Springer, S. 171-188 (1978).

26) BREESE, B.B.: On inhibition. Psychol. Monogr. 3 (1899).

27) BREESE, B.B.: Binocular rivalry. Psychol. Rev. 16, 410-415 (1909).

28) BRÜCKE, .: Über Meyer's optischen Versuch. Sitzungsber. d. math.-nat. Classe der kaiserl. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 7, S. 454 (1851).

29) CAMPBELL, F.W., COOPER, G.F. & ENROTH-CUGELL, C.: The spatial selectivity of the visual cells of the cat. J. Physiol. (Lond.) 203, 223-235 (1969).

30) CAMPBELL, F.W., GILLINSKY, A.S., HOWELL, E.R., RIGGS, L.A. & ATKINSON, J.: The dependence of monocular rivalry on orientation. Perception 2, 123-125 (1973).

31) CAMPBELL, F.W. & GUBISCH, E.W.: Optical quality of the human eye. J. Physiol. (Lond.) 186, 558-578 (1966).

32) CAMPBELL, F.W. & HOWELL, E.R.: Monocular alternation: a method for the investigation of pattern vision. J. Physiol. (Lond.) 225, 19-21P (1972).

33) CAMPBELL, F.W., HOWELL, E.R. & ROBSON, J.G.: The appearance of gratings with and without the fundamental Fourier component. J. Physiol. (Lond.) 217, 17P-18P (1971).

34) CAMPBELL, F.W. & KULIKOWSKI, J.J.: Orientational selectivity of the human visual system. J. Physiol. (Lond.) 187, 437-445 (1966).

35) CAMPBELL, F.W. & MAFFEI, L.: Electrophysiological evidence for the existence of orientation and size detectors in the human visual system. J. Physiol. (Lond.) 207, 635-652 (1968).

36) CAMPBELL, F.W. & ROBSON, J.G.: Application of Fourier-Analysis to the visibility of gratings. J. Physiol. (Lond.) 197, 551-566 (1968).

37) CARPENTER, R.H.S. & BLAKEMORE, C.: Interactions between orientations in human vision. Exp. Brain Res. 18, 287-303 (1973).

38) CLELAND, B.G., DUBIN, M.W. & LEVICK, W.R.: Sustained and transient neurons in the cat's retina and lateral geniculate nucleus. J. Physiol. (Lond.) 217, 473-496 (1971).

39) CORNSWEET, T.N.: Visual Perception. New York & London, Academic Press (1970).

40) COWAN, J.D.: Some remarks on channel bandwidth for visual contrast detection. Neurosci. Res. Program Bull. 15, 3, MIT-Press (1977).

41) CRAIK, K.J.W.: Visual adaptation. Ph.D. dissertation, University of Cambridge (1940).

42) CRAIK, K.J.W.: The nature of Psychology. S.C. Sherwood (Hrsg.), Cambridge University Press (1966).

43) CRAIN, K.J.: Binocular Rivalry: Its relation to intelligence and general theory of its nature and physiological correlates. J. Gen. Psychol. 64, 259-283 (1961).

44) CRAWFORD, B.H.: Visual adaptation in relation to brief conditioning stimuli. Proc. R. Soc. Lond. B 134, 283-302 (1947).

45) CREUTZFELDT, O., INNOCENTI, G.M. & BROOKS, D.: Vertical organisation in the visual cortex (area 17) in the cat. Exp. Brain Res. 21, 315-336 (1974).

46) CROVITZ, H.F. & LOCKHEAD, G.R.: Possible monocular predictors of binocular rivalry of contours. Percept. Psychophys. 2, 83-85 (1967).

47) DEALY, R.S. & TOLHURST, D.J.: Is spatial adaptation an after-effect of prolonged inhibition? J. Physiol. (Lond.) 241, 261-270 (1974).

48) DÜRRENHAUS, W.: Musterspezifischer visueller Wettstreit. Naturwissenschaften 62/12, 578 (1975).

49) DÜRRENHAUS, W.: Visueller Wettstreit. Diss. rer. nat., Mainz (1977).

50) DRÖSLER, J.: Das beidäugige Raumsehen. Metzger, W. (Hrsg.) Handbuch der Psychologie I1, 509-616 (1966).

51) DUKE-ELDER, S. & WYBAR, K.: System of ophthalmology, VI: Ocular Motility and Squint (1973).

52) EISERT, S.: Über die binoculare Helligkeitsempfindung und ihre Beziehung zur monocularen Dominanz. Med. Diss., Spangenberg, Tübingen (1969).

53) ENROTH-CUGELL, G. & ROBSON, J.G.: The contrast sensitivity of the retinal ganglion cells of the cat. J. Physiol. (Lond.) 187, 517-552 (1966).

54) FECHNER, G.T.: Elemente der Psychophysik. Leipzig (1860).

55) FLOM, M.C., WEYMOUTH, F.W. & KAHNEMAN, D.: Visual resolution and contour interaction. J. Opt. Soc. Am. 53, 1026-1032 (1963).

56) FLYNN, J.T.: Spatial summation in amblyopia. Arch. Ophthalmol. 78, 470-474 (1967).

57) GANZ, L.: Temporal and Spatial Resolution. In: Carterette, E.C. & Friedman, M.P. (Hrsg.) Handbook of Perception, V: Seeing, 169-232 (1975).

58) GAREY, L.J.: What can animal experiments tell us about human amblyopia? TINS 1, 213-216 (1979).

59) GASSEL, M.M. & WILLIAMS, D.: Visual function in patients with homonymous hemianopia, Part III: The completion phenomenon. Brain 86, 229-260 (1963).

60) GELLHORN, E. & KUCKENBURG, J.: Quantitative Untersuchungen über den Wettstreit der Sehfelder. I. Der Einfluss der Helligkeit der Farben auf den Wettstreit mit besonderer Berücksichtigung der Kontrastwirkungen. Pfluegers Arch. 206, 194-210 (1924).

61) GELLHORN, E. & SCHÖPPE, Ch.: Quantitative Untersuchungen über den Wettstreit der Sehfelder. II. Die Änderungen des Wettstreites durch Umstimmung des Sehorgans. Pfluegers Arch. 206, 211-236 (1924).

62) GELLHORN, E.: Quantitative Untersuchungen über den Wettstreit der Sehfelder. III. Zur Kenntnis der psychologischen Ursachen des Wettstreites. Pfluegers Arch. 206, 237-249 (1924).

63) GELLHORN, E. & SCHÖPPE, Ch.: Quantitative Untersuchungen über den Wettstreit der Sehfelder. IV. Über den Einfluss von farbigen Nebenreizen auf den

Wettstreit. Pfluegers Arch. 208, 393-407 (1925).

64) GELLHORN, E. & SCHÖPPE, Ch.: Quantitative Untersuchungen über den Wettstreit der Sehfelder. V. Über den Einfluss der Beleuchtungsstärke sowie der Adaptation auf die Grösse des Wettstreitquotienten. Pfluegers Arch. 208, 408-417 (1925).

65) GERRITS, H.J.M. & TIMMERMANN, G.J.M.E.N.: The filling-in process in patients with retinal scotomata. Vision Res. 9, 439-442 (1969).

66) GERRITS, H.J.M. & VENDRIK, A.J.H.: Simultaneous contrast, filling-in process and information processing in man's visual system. Exp. Brain Res. 11, 411-430 (1970).

67) GERRITS, H.J.M. & VENDRIK, A.J.H.: Eye movements necessary for continuous perception during stabilisation of retinal images. Bibl. Ophthalmol. 82, 339-347 (1972).

68) GILINSKY, A.S. & DOHERTY, R.S.: Interocular tranfer of orientational effects. Science 164, 454-455, (1969).

69) GREGORY, R.L.: Cognitive contours. Nature 238, 51-52 (1972).

70) GROSVENOR, T.: The effect of duration and background luminance upon the brightness discrimination of the amblyope. Am. J. Optom. Physiol. Opt. 34, 639 (1954).

71) GUILLERY, R.W.: Binocular competition in the control of geniculate cell growth. J. Comp. Neurol. 144, 117-130 (1972).

72) GUILLERY, R.W. & STELZNER, D.J.: The differential effects of unilateral lid-closure upon the monocular and binocular segments of the dorsal lateral geniculate nucleus in the cat. J. Comp. Neurol. 139, 413-422 (1970).

73) GUZMAN, A.: Decomposition of a visual scene into three-dimensional bodies. Proc. Fall Joint Computer Conf./AFIPS Conf. Proc. 33, Part 1, 291-304, Thompson Book Co. (1968).

74) HAJOS, A.: Wahrnehmungspsychologie. Stuttgart (1972).

75) HARMON, L.D. & JULESZ, B.: Masking in visual recognition: effects of two-dimensional filtered noise. Science 180, 1194-1197 (1973).

76) HARMS, H.: Ort und Wesen der Bildhemmung bei Schielenden. Albrecht von Graefes Arch. 138, 149-210 (1938).

77) HARMS, H.: Stellungsnahme zur Arbeit, Ort und Wesen der Bildhemmung bei Schielenden. Ber. 66. Zusammenkunft Dtsch. Ophthalmol. Gesell. Heidelberg, München (1964).

78) HARTLINE, K.H. & RATLIFF, F.: Inhibitory interactions of receptor units in the eye of Limulus. J. Gen. Physiol. 40, 357-376 (1957).

79) HARWERTH, R.S. & LEVI, D.M.: Increment threshold spectral sensitivity in anisometropic amblyopia. Vision Res. 17, 585-590 (1977).

80) HEBB, D.O.: The organization of behaviour. John Wiley & Sons, New York (1949).

81) HELMHOLTZ, H. v.: Handbuch der physiologischen Optik. Leipzig (1867).

82) HERING, E.: Beiträge zur Physiologie. 5: Vom binokularen Tiefensehen: § 122, S. 287-346. Leipzig (1864).

83) HERZAU, V.: Untersuchungen über das binokulare Gesichtsfeld Schielender. Habilitationsschrift, Tübingen (1976).

84) HESS, R.F. & BRADLEY, A.: Contrast perception above threshold is only minimally impaired in human amblyopia. Nature 287, 463-464 (1980).

85) HESS, R.F. & JACOBS, R.J.: A preliminary report of acuity and contour interactions across the amblyope's visual field. Vision Res. 19, 1403-1408 (1979).

86) HESS, R.F., NEGISHI, K. & CREUTZFELDT, O.: The horizontal spread of intracortical inhibition in the visual cortex. Exp. Brain Res. 22, 415-419 (1975).

87) HILZ, R., RENTSCHLER, I. & BRETTEL, H.: Myopic and strabismic amblyopia: Substantial differences in human visual development. Exp. Brain Res. 30, 445-

446 (1977).

88) HOHMANN, A. & CREUTZFELDT, O.D.: Squint and the development of binocularity in humans. Nature 254, 613-614 (1975).

89) HUBEL, D.H. & WIESEL, T.N.: Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex. J. Physiol. (Lond.). 148, 574-591 (1959).

90) HUBEL, D.H. & WIESEL, T.N.: Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. J. Neurophysiol. 28, 229-289 (1965).

91) HUBEL, D.H. & WIESEL, T.N.: Binocular interaction in striate cortex of kittens reared with artificial squint. J. Neurophysiol. 28, 1041-1059 (1965b).

92) HUBEL, D.H. & WIESEL, T.N.: Stereoscopic vision in macaque monkey: Cells sensitive to binocular depth in area 18 of the macaque monkey cortex. Nature 225, 41-42 (1970).

93) HUBEL, D.H. & WIESEL, T.N.: Functional architecture of macaque monkey visual cortex. Proc. R. Soc. Lond. B 198, 1-59 (1977).

94) IKEDA, H.: Physiological basis of amblyopia. TINS 1, 209-213 (1979).

95) IKEDA, H. & WRIGHT, M.J.: Differential effects of refractive errors and receptive field organisation of central and peripheral ganglion cells. Vision Res. 12, 1465-1476 (1972).

96) IKEDA, H. & WRIGHT, M.J.: Is amblyopia due to inappropriate stimulation of the 'sustained' pathway during development? Br. H. Ophthalmol. 58, 165-175 (1974).

97) JULESZ, B.: Stereopsis and binocular rivalry of contours. J. Opt. Soc. Am. 53, 994-999 (1963).

98) JULESZ, B.: Foundations of cyclopean perception. University of Chicago Press (1971).

99) JULESZ, B. & MILLER, J.E.: Independent spatial-frequency-tuned channels in binocular fusion and rivalry.

Perception 4, 125-143 (1975).

100) KAUFMAN, L.: On the spread of suppression and binocular rivalry. Vision Res. 3, 401-415 (1963).

101) KAUFMAN, L.: On the nature of binocular disparity. Amer. J. Psychol. 77, 393-402 (1964).

102) KELLY, D.H.: Motion and vision. I. Stabilized images of stationary gratings. J. Opt. Soc. Am. 69, 1266-1274 (1979).

103) KLEIN, S. & STROMEYER, C.F.III: On inhibition between spatial frequency channels: Adaptation to complex gratings. Vision Res. 20, 459-466 (1980).

104) KRECH, D., CRUTCHFIELD, R.S. & LIVSON, N.: Elements of Psychology. New York (1969^2).

105) LACK, L.C.: The effect of practice on binocular rivalry control. Percept. Psychophys. 6, 397-400 (1969).

106) LACK, L.C.: The role of accomodation in control of binocular rivalry. Percept. Psychophys. 10, 38-42 (1971).

107) LACK, L.C.: Selective attention and control of binocular rivalry. Percept. Psychophys. 15, 193-200 (1974).

108) LANSING, R.W.: Electroencephylographic correlates of binocular rivalry in man. Science 146, 1325-1327 (1964).

109) LAWWILL, T. & BURIAN, H.M.: Luminance, contrast function and visual acuity in functional amblyopia. Am. J. Ophthalmol. 62, 511-520 (1966).

110) LAWWILL, T., MEUR, G. & HOWARD, G.W.: Lateral inhibition in the central visual field of an amblyopic subject. Am. J. Ophthalmol. 76, 225-228 (1973).

111) LEHMANN, D. & FENDER, D.H.: Monocularly evoked electroencephalogram potentials: influence of target structure presented to the other eye. Nature 215, 204-205 (1967).

112) LEVELT, W.J.M.: On binocular rivalry. Van Gorcum & Comp. und Mouton, The Hague (1965, 1968).

113) LEVELT, W.J.M.: The alternation process in binocular rivalry. Br. J. Psychol. 57, 225-238 (1966).

114) LEVELT, W.J.M.: Note on the distribution of dominance times

in binocular rivalry. Br. J. Psychol. 58, 143-145 (1967).

115) LINDSLEY, D.F., CHOW, K.L. & GOLLENDER, M.: Dichoptic interactions of lateral geniculate neurons of cats to contralateral and ipsilateral eye stimulation. J. Neurophysiol. 30, 628-648 (1967).

116) MAC KAY, D.M.: Evoked potentials reflecting interocular and monocular suppression. Nature 217, 81-83 (1968).

117) MACLEOD, I.D.G. & ROSENFELD, A.: The visibility of gratings: spatial frequency channels or bar-detecting units. Vision Res. 14, 909-915 (1974).

118) MAFFEI, L. & BISTI, S.: Binocular interaction in strabismic kittens deprived of vision. Science 191, 579-580 (1976).

119) MAFFEI, L. & CAMPBELL, F.W.: Neurophysiological localisation of the vertical and horizontal visual coordinates in man. Science 167, 386-387 (1970).

120) MAFFEI, L. & FIORENTINI, A.: Processes of synthesis in visual perception. Nature 240, 479-481 (1972).

121) MAGNUSSEN, S. & KURTENBACH, W.: Adapting to two orientations: disinhibition in a visual after-effect. Science 207, 908-909 (1980).

122) MAUDARBOCUS, A.Y. & RUDDOCK, K.H.: Non-linearity of visual signals in relation to shape-sensitive adaptation responses. Vision Res. 13, 1713-1737 (1973).

123) MARR, D.: A theory for cerebral neocortex. Proc. R. Soc. Lond. B. 176, 161-234 (1970).

124) MARR, D. & POGGIO, T.: Cooperative computation of stereo-disparity. Science 194, 283-287 (1976).

125) MARR, D. & POGGIO, T.: A theory of human stereo vision. Massachusetts Institute of Technology, Artificial Intell. Lab. Memo No. 451 (1977).

126) MC COLLOUGH, C.: Color adaptation of edge-detectors in the human visual system. Science 149, 1115-1116 (1965).

127) MEREDITH, G.M. & MEREDITH, C.G.W.: Effect of instructional

conditions on rate of binocular rivalry. Percept. Mot. Scills 15, 655-664 (1962).

128) METZGER, W.: Gesetze des Sehens. Kap. X-XIII, Frankfurt (1953).

129) MEYER, H.: Über den Einfluss der Aufmerksamkeit auf die Bildung des Gesichtsfeldes überhaupt und des gemeinschaftlichen Gesichtsfeldes beider Augen im Besonderen. Albrecht von Graefes Arch., Bd. II, Abt. II, S. 77-92 (1856).

130) MILLER, E.F.: Investigation of the nature and cause of impaired acuity in amblyopia. Am. J. Optom. Physiol. Opt. 32, 10-29 (1955).

131) NIETHAMMER, D.: Das Löschphänomen. Ein neues binokulares Hemmungsphänomen und seine Beziehung zum Wettstreit. Med. Inaug. Dissertation, Tübingen (1966).

132) NIIMI, K., KAWAMURA, S. & ISHIMARU, S.: Projections of the visual cortex to the lateral geniculate and posterior thalamic nuclei in the cat. J. Comp. Neurol. 143, 279-311 (1972).

133) NOORDEN, G.K.v.: Histological studies of the visual system in monkeys with experimental amblyopia. Invest. Ophthalmol. 12, 721-738 (1973).

134) OGLE, K.N.: Researches in binocular vision. Saunders (1950).

135) PALM, G.: Persönliche Mitteilung (1978).

136) PALM, G. & BRAITENBERG, V.: Tentative contributions of neuroanatomy to nerve net theories. R. Trappl (Hrsg.): Proc. 3rd Europ. Meet. Cybernetics Systems Res. (1979).

137) PANTLE, A. & SEKULER, R.: Size-detecting mechanisms in human vision. Science 162, 1146-1148 (1968).

138) PANUM, P.L.: Physiologische Untersuchungen über das Sehen mit zwei Augen. Kiel (1858).

139) PLATZER, H. & ETSCHBERGER: Fouriertransformation zweidimensionaler Signale. Laser & Elek.-Optik 1, 3-16 (1972).

140) RANSOM-HOOG, A. & SPILLMANN, L.: Perceptive field size in fovea and periphery of the light- and dark

adapted retina. Vision Res. 20, 221-228 (1980).

141) RICHARDS, W.: Stereopsis and stereoblindness. Exp. Brain Res. 10, 380-388 (1970a).

142) RICHARDS, W.: Oculomotor effects upon binocular rivalry. Psychol. Forsch. 33, 136-154 (1970b).

143) RIGGS, L.A. & WHITTLE, P.: Human occipital and retinal potentials evoked by subjective faded visual stimuli. Vision Res. 7, 441-451 (1967).

144) RÖHLER, J.W.: Biologische Kybernetik. Stuttgart (1974).

145) ROELOFS, C.O. & ZEEMAN, W.P.C.: Über den Wettstreit der Konturen. Albrecht von Graefes Arch. 99, 79-104 (1919).

146) RUDDOCK, K.H. & WIGLEY, E.: Inhibitory binocular interaction in human vision and a possible mechanism subserving stereoscopic fusion. Nature 260, 604-606 (1976).

147) SANDERSON, K.J., BISHOP, P.O. & DARIAN-SMITH, I.: The properties of the binocular receptive fields of lateral geniculate neurons. Exp. Brain Res. 13, 178-207 (1971).

148) SCHMIELAU, F. & SINGER, W.: The role of visual cortex for binocular interactions in the cat lateral geniculate nucleus. Brain Res. 120, 354-361 (1977).

149) SELFRIDGE, O.J.: Pandemonium: A paradigm for learning. In: Mechanization of thought processes; HMSO (1959), und L. Uhr (Hrsg.): Pattern Recognition, Wiley (1966); zitiert nach: SAMPSON, J.R.: Adaptive Information Processing. Springer (1976).

150) SHERMANN, S.M.: Visual field defects in monocularly and binocularly deprived cats. Brain Res. 49, 25-45 (1973).

151) SHERMANN, S.M., WILSON, J.R. & GUILLERY, R.W.: Evidence that binocular competition affects the postnatal development of Y-cells in the cat's lateral geniculate nucleus. Brain Res. 100, 441-444 (1975).

152) SINDERMANN, F. & LÜDDECKE, H.: Monocular analogues to binocular contour rivalry. Vision Res. 12, 763-772,

(1972).

153) SINGER, W.: Inhibitory binocular interaction in the lateral geniculate body of the cat. Brain Res. 18, 165-170 (1970).

154) SINGER, W. & CREUTZFELDT, O.D.: Reciprocal lateral inhibition of on- and off-center neurones in the lateral geniculate body of the cat. Exp. Brain Res. 10, 311-330 (1970).

155) SIRK, H. & DRAEGER, M.: Mathematik für Naturwissenschaftler. Steinkopf (1969^{11}).

156) STEINBUCH, K.: Die Lernmatrix. Biol. Cybern. 1, 36-45 (1961).

157) STECHER, S., SIGEL, C. & LANGE, R.V.: Composite adaptation and spatial frequency interactions. Vision Res. 13, 2527-2531 (1973).

158) STROMEYER, C.F.: Edge-contingent color after effects: Spatial frequency specifity. Vision Res. 12, 717-733 (1972).

159) STROMEYER, C.F. & JULESZ, B.: Spatial frequency masking in vision: Critical bands and spread of masking. J. Opt. Soc. Am. 62, 1221-1232 (1972).

160) SUZUKI, H. & KATO, E.: Binocular interaction at cat's lateral geniculate body. J. Neurophysiol. 29, 909-920 (1966).

161) THOMAS, J.P., PADILLA, G.J. & ROURKE, D.L.: Spatial interactions in identification and detection of compound visual stimuli. Vision Res. 9, 283-292 (1969).

162) TOLHURST, D.J.: Adaptation to square-wave gratings: inhibition between spatial frequency channels in the human visual system. J. Physiol. (Lond.) 226, 231-248 (1972).

163) TOLHURST, D.J. & BARFIELD, L.P.: Interactions between spatial frequency channels. Vision Res. 18, 951-958 (1978).

164) TREISMAN, A.: Binocular rivalry and stereoscopic depth perception. Q. J. Exp. Psychol. 14, 23-37 (1962).

165) TROXLER, D.: Über das Verschwinden gegebener Gegenstände

innerhalb unseres Gesichtskreises. Ophthalmol. Bibl. (Himly Schmidt) Bd. II, 2, S. 1-54, Jena (1804).

166) TULUNAY-KEESEY, U.: Stabilized target visibility as a function of contrast and flicker frequency. Vision Res. 13, 1367-1373 (1973).

167) WADE, N.J.: Binocular rivalry between single lines viewed as real images and after-images. Percept. Psychophys. 17, 571-577 (1975).

168) WADE, N.J.: Binocular rivalry between after-images illuminated intermittently. Vision Res. 17, 310-312 (1977).

169) WALD, G. & BURIAN, H.M.: The dissociation of form vision and light perception in strabismic amblyopia. Am. J. Ophthalmol. 27, 950-963 (1944).

170) WALKER, P. & POWELL, D.J.: The sensitivity of binocular rivalry to changes in the non dominant stimulus. Vision Res. 19, 247-249 (1979).

171) WALLS, G.: The filling-in-process. Am. J. Optom. Physiol. Opt. 31, 329-340 (1954).

172) WELPE, E., SEELEN, W.v. & FAHLE, M.: The dichoptic edge-effect. Perception 9, 683-693 (1980).

173) WEISSTEIN, N.: Metacontrast. D. Jameson & M. Hurvich (Hrsg.): Handbook of Sensory Physiology VII/4, S. 233-272 (1972).

174) WHEATSTONE, C.: Contributions to the physiology of vision: 1) On some remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision. Philos. Trans. R. Soc. Lond. PII, 371-394 (1838).

175) WIESEL, T.N. & HUBEL, D.H.: Single-cell responses in striate cortex of kittens deprived of vision in one eye. J. Neurophysiol. 26, 1003-1017 (1963).

176) WIESEL, T.N. & HUBEL, D.H.: Comparison of the effects of unilateral and bilateral eye closure on cortical unit responses in kittens. J. Neurophysiol. 28, 1029-1040 (1965).

177) WILDE, K.: Figur und Fläche im Wettstreit. Psychol. Forsch.

22, 26-58 (1938).

178) WILLIAMS, R.: The effect of strabismus on dichoptic summation of form information. Vision Res. 14, 307-309 (1974).

179) WILLWACHER, G.: Fähigkeiten eines assoziativen Speichersystems im Vergleich zu Gehirnfunktionen. Biol. Cybern. 24, 181-198 (1976).

180) WUNDT, W.: Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung. V: Über einige besondere Erscheinungen des Sehens mit zwei Augen. Leipzig, 299-375 (1862).

Die Abkürzungen der Zeitschriften entsprechen denjenigen des Index Medicus.

DANK

Prof. v. Seelen überwachte während meiner biologischen Diplomarbeit (die dem Kapitel über den dichoptischen Randeffekt zugrunde liegt) erste Gehversuche auf wissenschaftlichem Gebiet. Für seine Mühe dabei und für anregende Diskussionen auch späterhin möchte ich ihm danken. Das Entstehen des allergrössten Teils der vorliegenden Arbeit wurde von Prof. Braitenberg ermöglicht: Er stellte mir einen Arbeitsplatz zur Verfügung in einem Institut, dessen geballter Sachverstand mich verblüffte. Mein Dank gebührt ihm auch für seine stetige Ermutigung und grosszügige Toleranz. Frau Prof. Aulhorn machte mich mit dem Löschphänomen bekannt und überliess mir ein Phasendifferenz-Haploskop. Für ihre Ratschläge und die kenntnisreiche und gründliche Kritik am Manuskript dieser Arbeit bin ich ihr sehr verpflichtet.

Für Diskussionen und Ratschläge zur Lösung optischer Probleme und solchen mit dem Computer möchte ich mehreren Mitarbeitern des Institutes für biologische Kybernetik danken: den Doktoren Bülthoff, Feiler, Franceschini, Poggio, Vogt und Wehrhahn; vor allem aber Priv.-Doz. Palm, der mir mit mathematischem Sachverstand und der nicht hoch genug zu schätzenden Gabe des Zuhörens und Strukturierens eine grosse Hilfe war.

Herrn Prof. Dietz danke ich für seine Unterstützung bei der statistischen Behandlung der Versuchsergebnisse.

Das Manuskript wurde von Frl. Fahle und Frl. Grau getippt, L. Ribi verfertigte einen Teil der Zeichnungen. Ich danke ihnen für ihre Geduld mit meiner unleserlichen Handschrift und meinen unmöglichen Vorlagen.

Nicht zuletzt gilt mein Dank den Versuchspersonen: M. Dortenmann, H. Hadam, B. Höttemann, E. Specht, V. Staiger und M. Weber - und der ausgezeichneten Werkstatt des MPI für Kybernetik unter Leitung von H. Braun.

LEBENSLAUF

Ich wurde am 10.12.1950 in Düsseldorf als Sohn der Eheleute Fritz und Helma Fahle geboren und auf den Namen Manfred Wilhelm Fahle getauft. Zwischen 1957 und 1960 besuchte ich die Grundschule in Bischmisheim bei Saarbrücken. Von 1960 bis 1969 war ich Schüler des Städtischen Knabenrealgymnasiums in Saarbrücken und legte dort 1969 die Reifeprüfung ab.

Nach dem Grundwehrdienst immatrikulierte ich mich zum Sommersemester 1971 an der Universität Göttingen für Biologie. Nach drei Semestern legte ich dort das Vordiplom ab und studierte während des Wintersemesters 1972/73 und des Sommersemesters 1973 an der Universität Giessen Humanmedizin. Nach der ärztlichen Vorprüfung (Physikum) wechselte ich nach Mainz, wo ich vom Wintersemester 1973/74 bis zum Wintersemester 1975/76 Humanmedizin und Biologie studierte. Dort bestand ich im Sommer 1974 den ersten Teil der ärztlichen Prüfung und im Frühjahr 1975 die Diplom-Biologen-Hauptprüfung. Im Laufe des Jahres 1975 fertigte ich die Diplomarbeit am Institut für Biophysik unter der Leitung von Herrn Prof. v. Seelen an. Seit dem Winter 1976 studierte ich in Tübingen Medizin. Im Herbst 1976 unterzog ich mich dem 2. Abschnitt der ärztlichen Prüfung, durchlief das 'Praktische Jahr' an Tübinger Universitätskliniken und schloss mein Medizinstudium am 13. Oktober 1977 mit dem dritten Teil der ärztlichen Prüfung ab.

Seitdem arbeite ich als Doktorand am Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik in der Arbeitsgruppe von Herrn Prof. Braitenberg.